

P. Buchner

Praktikum der Zellenlehre I

Sammlung
naturwissenschaftlicher
Praktika. Band 5

PAUL BUCHNER

PRAKTIKUM DER ZELLENLEHRE

SAMMLUNG NATURWISSENSCHAFTLICHER PRAKTIKA. BAND V

PRAKTIKUM
DER
ZELLENLEHRE

VON

DR. PAUL BUCHNER

PRIVATDOZENT AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

ERSTER TEIL:

ALLGEMEINE ZELLEN- UND BEFRUCHTUNGSLEHRE

MIT 160 ZUM TEIL FARBIGEN TEXTFIGUREN

Dr. Emil Witschi

BERLIN

VERLAG VON GEBRÜDER BORNTRAEGER

W 35 SCHÖNEBERGER UFER 12a

1915

Alle Rechte, insbesondere das Recht der Übersetzung
in fremde Sprachen, vorbehalten

Copyright, 1915, by Gebrüder Borntraeger in Berlin

Vorwort

Die moderne Zellenlehre ist arm an zusammenfassenden Darstellungen. Seit Wilsons vielgerühmtem Buch „The cell in development and inheritance“ und seit Gurwitschs gedankenreicher „Morphologie und Biologie der Zelle“ sind ganze Gebiete der Zytologie neu erschlossen oder wesentlich ausgebaut worden. Heidenhains „Plasma und Zelle“ behandelt trotz der Fülle des verarbeiteten Materials die zoologische Literatur, soweit es die beiden erschienenen Bände zu beurteilen gestatten, nur stiefmütterlich, obwohl ja die Wissenschaft von der Zelle heute in ungleich eindringlicherer Weise in den zoologischen als in den histologischen Instituten gepflegt und gefördert wird. Die unlängst erschienenen „Vorlesungen über allgemeine Histologie“ von Gurwitsch stellen daher ein erfreuliches Gegengewicht dar, indem hierin auch die Zelle der Wirbellosen zu dem ihr gebührenden Rechte kommt. Das Buch ist aber zu allgemein gehalten, als daß es als eine Einführung in das Gebiet benützt werden könnte.

Eine solche kann vielmehr nur an der Hand der Anschauung der Objekte in ersprießlicher Weise vor sich gehen; praktische Übungen, die ich nun schon mehrere Jahre an der Münchener Universität über die Zellen- und insbesondere die Befruchtungslehre abhalte, haben auch den Anstoß zur Niederschrift dieses Buches gegeben. Bei ihnen hat sich gezeigt, daß das Beobachtungsvermögen bei dem Durchschnitt der Studierenden wohl ausreicht, um auch mit den stärksten Systemen zu arbeiten und zu einem Verständnis des mikroskopischen Bildes zu gelangen. Das Buch will somit in erster Linie ein Begleiter beim mikroskopischen Arbeiten selbst sein. Deshalb galt es, sich in der Zahl und Auswahl der Objekte Beschränkungen aufzulegen und möglichst nur leicht zugängliche Tiere mit günstigen Elementen auszuwählen. Auf marine Tiere wurde jedoch hiebei nicht verzichtet, denn heutzutage bietet ja auch dem Studenten ein zeitweiser Aufent-

halt in einer Station am Meer keine großen Schwierigkeiten und die Möglichkeit des Versandes von Meerestieren in das Binnenland ist in ausgedehntem Maße vorhanden. Die Darstellung aber mußte oft eine eingehend beschreibende werden, um das Zurhandziehen der Originalarbeiten dem Studierenden wenigstens zum Teil zu ersparen.

Wo es im Interesse einer abgerundeten Darstellung erschien, wurden aber auch dem Studenten meist unzugängliche Objekte zum Vergleich herangezogen und den aus dem beobachteten Tatsachenmaterial entsprungenen Theorien und Hypothesen der nötige Raum gegeben, so daß das Buch wohl auch imstande sein wird, eine allgemeine Darstellung des Stoffes einigermaßen zu ersetzen. Freuen würde sich der Verfasser, wenn es auch dem einen oder anderen ein Anstoß sein würde, ähnliche praktische Übungen für Studierende einzurichten; aus den herangezogenen Objekten wird sich leicht das jeweils zugängliche zu einzelnen Kursen zusammenstellen und beliebig modifizieren lassen.

Aus ähnlichen Absichten heraus erstand auch vor einer längeren Reihe von Jahren V. Häckers „Praxis und Theorie der Zellen- und Befruchtungslehre“. Seitdem hat das Gebiet sich aber so gewandelt, daß das Buch heute nicht mehr als zureichend gelten kann.

Die technischen Winke wollen nicht die Benutzung von Büchern wie das von Lee und Mayer oder die Enzyklopädie der mikroskopischen Technik überflüssig machen, sondern nur einige Anhaltspunkte geben.

Das Buch, in den Tagen des Friedens begonnen, teilt mit so manchem das Schicksal, in einer Zeit zu erscheinen, deren Sinn nach Anderem, Größerem steht. Daß die Verlagsbuchhandlung dennoch zu der Herausgabe schreitet, und daß sie keine Mittel gescheut hat, es gut auszustatten, verpflichtet den Verfasser zu herzlichem Dank.

Der zweite Teil des Praktikums soll die Zelle in ihren mannigfachen somatischen Funktionen behandeln, aber dabei eine Zellenlehre bleiben, keine Histologie werden.

München, im Mai 1915

Der Verfasser

Inhalt

	Seite
Vorwort	V
1. Kapitel. Der Zellkern und das Protoplasma	1
Material und Technik	14
Literatur	18
2. Kapitel. Die Zellteilung der Metazoen	20
Material und Technik	37
Literatur	42
3. Kapitel. Die Zellteilung der Protozoen	44
Material und Technik	50
Literatur	52
4. Kapitel. Die Chromosomenreduktion im Hoden	53
Material und Technik	68
Literatur	71
5. Kapitel. Bau und Entwicklung typischer Spermien	73
Material und Technik	88
Literatur	91
6. Kapitel. Bau und Entwicklung atypischer Spermien	93
Material und Technik	104
Literatur	104
7. Kapitel. Der Kern des wachsenden Eies	106
Material und Technik	118
Literatur	120
8. Kapitel. Das Plasma des wachsenden Eies	121
Material und Technik	129
Literatur	131
9. Kapitel. Generative Nährzellen des Eies	133
Material und Technik	148
Literatur	150
10. Kapitel. Somatische Nährzellen des Eies und Hüllbildungen	152
Material und Technik	166
Literatur	167
11. Kapitel. Die Reifeteilungen des Eies	169
Material und Technik	183
Literatur	185
12. Kapitel. Besamung und Befruchtung	187
Material und Technik	206
Literatur	209

	Seite
13. Kapitel. Die Eireifung bei physiologischer Parthenogenese .	211
Material und Technik	222
Literatur	223
14. Kapitel. Die Samenreifung der parthenogenetisch erzeugten	
Hymenopteren	225
Material und Technik	231
Literatur	231
15. Kapitel. Die Zytologie der künstlichen Parthenogenese . .	233
Material und Technik	244
Literatur	246
16. Kapitel. Die zytologischen Grundlagen der Geschlechts-	
bestimmung	248
Material und Technik	266
Literatur	267
17. Kapitel. Oligopyrene und apyrene Spermien und ihre Genese	269
Material und Technik	279
Literatur	280
18. Kapitel. Eiplasma und Vererbung	282
Material und Technik	294
Literatur	295
19. Kapitel. Keimbahnbestimmung durch das Plasma	297
Material und Technik	311
Literatur	313
20. Kapitel. Keimbahnbestimmung durch Diminution	315
Material und Technik	321
Literatur	321
Verzeichnis der wichtigsten Objekte	323
Verzeichnis der technischen Dinge	323
Verzeichnis der zitierten Autoren	324
Inhaltsverzeichnis	327

1. Kapitel

Der Zellkern und das Protoplasma

Wenn auch die Naturforscher und Liebhaber des Mikroskops im 17. und 18. Jahrhundert schon eine große Anzahl Einzelbeobachtungen an Zellen gemacht hatten, so kam es doch erst im 19. Jahrhundert so weit, daß diese wichtigen Materialien unter einheitlichen Gesichtspunkten verwertet und zu einer eigentlichen Zellenlehre ausgebaut wurden. Schleiden und Schwann haben dies in grundlegender Form in ihren Werken: „Beiträge zur Phytogenesis“ (1838) und „Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen“ (1839) getan. War auch schon längere Zeit außer der Zellmembran, die sich den Botanikern ohne Schwierigkeit bei ihren Objekten bot, der unter Umständen in lebhafter Bewegung befindliche Inhalt, den wir seit dem Jahre 1846 das Protoplasma nennen, bekannt, so brachte doch erst das Jahr 1833 die für die Folge unendlich wichtige Entdeckung eines weiteren Zellorganes, des Kernes (Robert Brown an Orchideen). Diese anatomischen Einblicke in die Teile der Zelle und die zahlreichen Beobachtungen an freien Zellen, den Infusionstierchen und einzelligen Algen, den Samentierchen und Eiern bildeten die Grundlage für die Vorstellungen beider Forscher.

Schleidens Verdienst ist es, daß er den kurz vorher entdeckten Zellkern bei vielen Pflanzen wieder fand und so dazu geführt wurde, seine große Bedeutung zu ahnen und daß er sich zum erstenmal Gedanken über die Genese junger Zellen machte. Wenn er auch dabei zu irrigen Vorstellungen gelangte, so war doch sein Postulat eines einheitlichen Prinzips hierbei für die Folge von Wert.

Denn Schwann übernahm diese Betrachtungsweise und seine Anschauungen von dem Kern bei seinen unmittelbar darauf erscheinenden Studien. Ihm gelang es, allerdings mannigfach auf den Beobachtungen und Gedanken zeitgenössischer Forscher, wie Joh. Müller, Purkinje und Henle fußend, das Fundament der vergleichenden Cytologie und Histogenese zu legen. Er erkannte, daß das Ei eine Zelle darstellt und daß die Entwicklung in Zellenvermehrung beruht.

Daraus folgerte, daß der tierische Keim ursprünglich aus gleichartigen Zellen besteht, die sich im Laufe der Embryonalentwicklung nach den verschiedensten Seiten hin zu differenzieren vermögen, und daß alle Teile des vollendeten Organismus, Muskulatur, Nervensystem, Drüsen usw. aus elementaren Bausteinen, den Zellen, aufgebaut sind. Wo eine solche Struktur sich nicht fand, wie bei den Haaren, Federn, Klauen, Zähnen und dergleichen, ließ sich nachweisen, daß es sich dann um Zellprodukte oder tiefgreifend umgewandelte Zellen handelt. Schwann sah diese Zellen als selbständig lebende und funktionierende Teile an und erkannte die Lebensäußerungen eines Organismus als die Summe der verschiedensten Zellfunktionen. Damit legte er gleichzeitig die Grundlage zu einer exakten Physiologie.

Nur ein kleiner Schritt war es noch, diese Anschauungen mit all dem, was man schon von der mikroskopischen Anatomie der Pflanzen wußte, in Zusammenhang zu bringen und damit die Lehre vom einheitlichen Bau alles Lebendigen in ihrem weitesten Umkreis zu umschreiben.

Es verkleinert die Bedeutung des Werkes für die moderne Zellenlehre nicht, daß noch mancher Irrtum daran haftete. Die Vorstellungen von der Entstehung neuer Zellen als einer Art Auskristallisierung haben sich ebenso als falsch erwiesen, wie die allgemeine Einschätzung der Bedeutung der Zellbestandteile. Schwann sah in der starken Zellmembran der botanischen Objekte den Träger der Lebensäußerung und hielt den flüssigen Inhalt für etwas Unwesentliches.

In diesen beiden Punkten das Richtige zu erkennen, blieb der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts vorbehalten.

Die Protoplasmatheorie Max Schultzes, die nun die Membrantheorie ablöste, ging von den verschiedensten Beobachtungen aus. Einmal ließen sich in tierischen Gewebszellen vielfach keine Membranen nachweisen und fanden sich unter den Protisten zahlreiche Formen mit nacktem Plasma, wie die Foraminiferen und Amöben, und ferner drängten Studien über die fundamentalen Eigenschaften des Plasmas, vor allem die Strömungserscheinungen, die jetzt auch in tierischen Zellen gefunden wurden, dieses mehr in den Vordergrund. So kam es, daß nun die Zelle als ein Klümpchen Protoplasma mit einem Kern definiert wurde und diese beiden Bestandteile als die wesentlichen angesehen wurden, denen gegenüber die Membran nur eine gelegentliche periphere Differenzierung darstellt.

Diese Auffassung hat sich in der Folge als die richtige herausgestellt. Ziemlich spät erst gesellte sich ihr eine den Tatsachen entsprechende Vorstellung von der Vermehrungsweise der Zellen hinzu.

Nachdem die Ideen Schwanns aufgegeben worden waren, herrschte anfangs allgemein die Anschauung Remaks, daß die Zellteilung in einer höchst einfachen gleichzeitigen hantelförmigen Durchschnürung des Kerns und des Plasmas bestehe. Heute wissen wir, daß dies allerdings gelegentlich verwirklicht ist, aber keineswegs den typischen Zellteilungsmodus darstellt. Zu Beginn der 70er Jahre stellten sich vielmehr Beobachtungen ein, die den Vorgang wesentlich komplizierter erscheinen ließen. Es zeigte sich, daß bei der Zellteilung der Kern vorübergehend aufgelöst wird, nachdem sich vorher in ihm eine konstante Zahl von stark färbbaren Einheiten, die Chromosomen, herausgebildet haben. Diese Chromosomen aber werden jedes einzeln genau halbiert und die Tochterchromosomen wandern, sich trennend, in entgegengesetzte Zellregionen, wo sie in einen neuen Kern eingehen. Im Plasma aber treten gleichzeitig eigene Teilungsorgane, Spindelfasern, Polstrahlungen und Zentriole auf, die sowohl bei der Trennung der Chromosomen als auch bei der Zerschnürung des Plasmas in Tätigkeit zu treten scheinen.

Die weitere Entwicklung der Zellforschung wird nun in erster Linie durch die Erkenntnis der Vorgänge der Befruchtung, der Ei- und Samenreifung bedingt, die in ihren Grundzügen auch noch die 70er Jahre brachten. Diese und die Tatsachen der Mitose gestatteten den Theorien über besondere Vererbungsträger in der Zelle eine festere Form anzunehmen. Die Lehre von der Verschiedenwertigkeit der Chromosomen, der Paarung homologer väterlicher und mütterlicher Chromosomen vor der Reifung, die Erkenntnis der Reinheit der Gameten, besonderer geschlechtsbestimmender Chromosomen bezeichnen Etappen dieses fruchtbarsten Zweiges der Zellenlehre, der noch besonders gefördert wurde durch die von O. und R. Hertwig angebahnte experimentelle Forschungsmethode. Aber auch das Studium der nicht propagatorischen Zellen der Organismen erfuhr einen Ausbau bis in die letzten sichtbaren Einzelheiten ihrer Struktur und hat uns seit den Tagen Schwanns in ungeahnter Weise mit dem feinsten Bau von Nerven-, Muskel-, Drüsenzellen und so fort bekannt gemacht.

Uns soll zunächst die Organisation der Zelle unabhängig von einer spezifischen, sei es somatischen oder propagatorischen Funktion beschäftigen, also gewissermaßen das ideale Schema von ihrem feineren Bau. Mit dem Auftreten der Protoplasmatheorie wandte sich die Aufmerksamkeit natürlich in gesteigertem Maße jenen lebendigen Substanzen zu und es war in erster Linie die Strukturfrage von Kern und Plasma, die die Forscher interessierte. Um die Form

und Struktur des ruhenden Kerns zu studieren, muß notwendig eine Anzahl Objekte verglichen werden, da diese, den verschiedenen Leistungen entsprechend, jeweils weitgehende Differenzen aufweisen. Im allgemeinen stellt der Zellkern ein in seinem Inneren mit Flüssigkeit, dem Kernsaft oder Enchylema, erfülltes rundes oder längliches

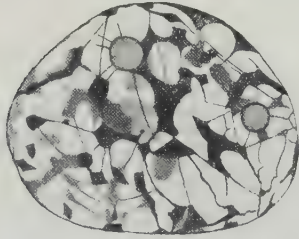


Fig. 1.
Kern aus dem Keimlager des
Darmepithels von Salamandra.
Nach M. Heidenhain.

Bläschen dar, das von einem Gerüstwerk von festerer Konsistenz durchsetzt wird. Färbt man mit gewissen basischen Farben, so zeigt sich, daß dieses Gerüst eine besondere Affinität zu ihnen besitzt, sich also viel intensiver damit färbt als das Enchylema (Fig. 1). An einzelnen Stellen läßt sich aber weiter feststellen, daß das Gerüst nicht homogen ist, sondern daß es aus einer schwächer färbbaren Grundsubstanz, dem Linin oder Platin, besteht, dem die eigentliche chromatische Substanz

oder das Chromatin auf- und eingelagert ist. Günstige Objekte und geeignete Methoden gestatten die Beobachtung, daß dieses sich aus mehr oder minder dicht gedrängten sehr kleinen Granulis zusammensetzt, den Chromiolen, die sich wahrscheinlich durch Teilung zu vermehren vermögen. Das Kerngerüst kann von wechselnder Dichtigkeit sein. Vergleichen wir Zellkerne aus verschiedenen Geweben des Salamanders oder von Proteus, so finden wir in dem Epithel des Harnleiters von Proteus ein außerordentlich chromatinreiches Balken-



Fig. 2.
Sehr chromatin-
reiche Kerne aus
dem Harnleiter
von Proteus.
Nach
M. Heidenhain.



Fig. 3.
Chromatinarme
Kerne aus dem
Epithel des End-
darmes von
Proteus.
Nach
M. Heidenhain.

werk, das mannigfach mit breiten Strängen unter sich verknüpft ist, im Epithel des Enddarmes aber z. B. das Chromatin mehr auf einzelne schollenförmige Ansammlungen vereint und diese nur durch feine Fäden miteinander in Verbindung stehen. Da diese vielfach fast nur aus Linin bestehen und sich daher schwächer färben, können solche Kerntypen ein scheckiges Aussehen bekommen (Fig. 2 u. 3). Nicht immer ist es leicht, Linin und Chromatin in somatischen Zellen rein zu scheiden, ja es kann durch eine dichte Häufung des Chromatins zur Unmöglichkeit werden. Besonders überzeugend sind dagegen vielfach Vorberei-

tungsstadien zur Teilung, die ja zu einer Sonderung beider Komponenten des Kerns führt, oder die Kerne tierischer Eier, Objekte, die uns in der Folge noch viel beschäftigen werden und auf die hier verwiesen sei.



Fig. 4.

Entwicklung der Kernstruktur in den Speicheldrüsen von *Chironomus*. *a* normaler Kern; *b, c* Ausbildung der Scheiben; *d, e* Spiralbildung; *f, g, h* erneute Scheibenbildung; *i, k* Nukleolen. Nach Alverdes.

Unter den Insekten gibt es allerdings auch einige Objekte, die im Ruhekern diese beiden Substanzen in schematischer Weise nebeneinander beobachten lassen. Ein klassisches Beispiel hierfür sind die *Chironomus*speicheldrüsenkerne geworden (Fig. 4). Schon in der

lebenden Zelle können wir hier erkennen, daß das Kerngerüst einen ungewohnten Bau besitzt. Ein mehrfach aufgewickelter dicker Faden erfüllt den Kern, der aus abwechselnden Scheiben von Chromatin und

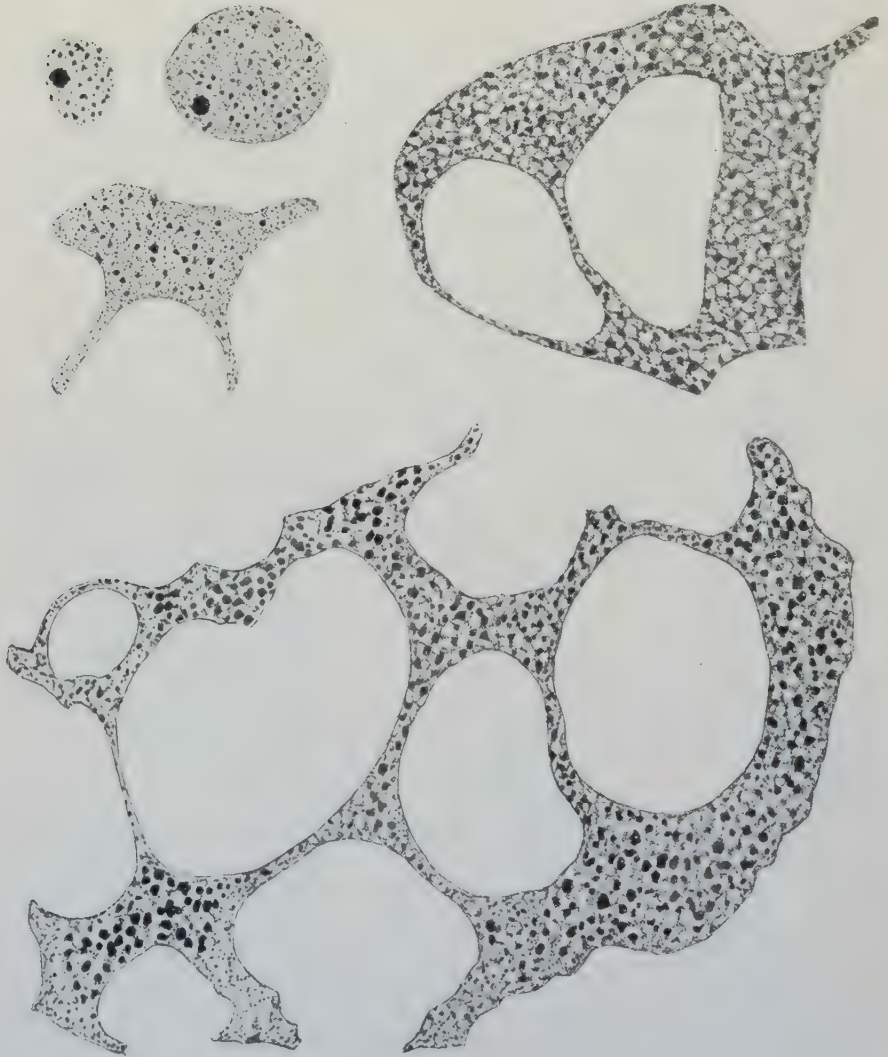


Fig. 5. Entwicklung der Nährzellkerne im Ovarium von Bombus. Original.

Linin sich zusammensetzt, und daher dunkel- und hellgestreift erscheint. Die Entwicklung dieser Kerne in sehr jungen Larven beweist, abgesehen von dem färberischen Verhalten, die Richtigkeit unserer

Deutung. Zunächst liegen nämlich Kerne vor, die ein völlig normales Gerüst von Linin mit besonders an den Knotenpunkten eingelagerten unregelmäßigen Chromatinschollen enthalten. Erst später ordnen sich diese Brocken in Reihen auf besonders verstärkten Lininbändern. Vorübergehend tritt dann noch merkwürdigerweise an den Chromatinscheiben die Tendenz auf, sich zu Spiralen zu vereinen, die in doppeltem Sinn die Lininachse umziehen. Erwachsene Tiere haben diesen Zustand aber wieder aufgegeben. Eine Deutung dieser Struktur ist augenblicklich unmöglich, sie steht nicht im Zusammenhang mit der spezifischen Drüsenfunktion — denn auch die Darmepithelzellen weisen, wenn auch weniger deutlich, solche Bilder auf —, sondern scheint ein ganz allgemeiner Charakter dieser und verwandter Tiere zu sein.

Neben dem Chromatinreichtum schwankt im Kern vor allem der Flüssigkeitsgehalt. Beides sind Faktoren, die mit der lebhaften



Fig. 6.

Stück eines Kernes aus den Spinndrüsen des Kohlweißlings. Nach Meves.

Funktion der Zelle im allgemeinen steigen. Jedoch sind sehr tätige Kerne keineswegs stets reich an großen Flüssigkeitsvakuolen; es kann dann vielmehr der Chromatinreichtum ein so großer werden, daß der Kern ein sehr dichtes Gefüge bekommt. Spinndrüsenzellen und Nährzellen der Insekten, auch viele Protozoenkerne, sind Beispiele hierfür, die uns zugleich zeigen können, wie die Bläschenform des Kernes ebenfalls aus funktionellen Gründen aufgegeben werden kann und dieser sich allmählich in ein mannigfach verästelttes, oft ganz bizarr gebautes Gebilde wandelt (Fig. 5). Zweifellos hat die so erreichte Oberflächenvergrößerung und ausgiebigere Durchsetzung des Plasma-leibes ähnlich dem Chromatinreichtum eine gesteigerte Aktivität zur Folge. Hier wird das Maschenwerk äußerst fein und ist sehr dicht mit kleinen Chromatingranulis besetzt (Fig. 6).

Einen ähnlichen sehr dichten Bau zeigen uns die in der Folge zum Studium der Zellteilung herangezogenen Kerne in den Allium-wurzelspitzen.

Wir haben gesehen, daß Kerne viel Linin und wenig Chromatin und umgekehrt besitzen können. Zwischen je zwei Teilungen scheint das Verhältnis beider Substanzen sich gesetzmäßig zu verändern. Der aus den Chromosomen hervorgehende Kern ist anfangs noch stark chromatisch, zur Zeit völliger Ruhe ist er am chromatinärmsten, wenn eine erneute Teilungsvorbereitung einsetzt, steigt wieder langsam der Chromatingehalt. Unter Umständen kann es so zu Kernen kommen, deren chromosomale Substanz sich mit Chromatinfarben überhaupt nicht mehr färbt und in denen nur noch besondere Kernorgane, die Nukleolen, chromatisch befunden werden. Etwas Derartiges wird uns bei den wachsenden Eizellen begegnen.

Solche Tatsachen haben neuerdings dazu geführt, neben dem Chromatin im engeren Sinn — Basichromatin — von Oxychromatin zu sprechen. Denn nicht alles, was bei einer Doppelfärbung mit einem basischen und sauren Farbstoff in solchen Fällen sich sauer färbt, scheint sich mit dem Begriff Linin als einer achromatischen Binde-substanz der Chromiolen zu decken. Eine genaue Analyse zeigt vielmehr, daß auch in diesen Teilen des Gerüsts besondere, an Form den basichromatischen Granulis gleichende Oxychromiolen dem eigentlichen Linin erst eingelagert sind. Nach einer solchen Auffassung liegen also im Liningerüst wechselnd viele Basi- und Oxychromiolen und deren Summe stellt das Chromatin im weiteren Sinne dar. Es ist wohl möglich, daß diese Erkenntnis beider Chromatine einmal noch eine bedeutende Rolle in der mikrochemischen Erforschung des Kerns spielt; es spricht vieles dafür, daß die Basichromatine phosphorreiche, die Oxychromatine phosphorarme Nukleine darstellen.

In das Kerngerüst sind nun noch besondere meist tropfenförmige mehr oder minder große Ansammlungen von im allgemeinen oxychromatisch sich färbender Substanz (Plastin) eingeschaltet, die Nukleolen (Fig. 7). Sie fehlen wohl keinem typischen somatischen Kern; ihre quantitative Entfaltung ist aber eine sehr verschiedenartige. Gewöhnlich schwankt ihre Zahl zwischen 1 und 5. Seltener ist sie eine so große wie bei den oben beschriebenen Spinnndrüsen von Schmetterlingen, wo die Nukleolen in Menge dem dichten Kerngerüst eingelagert sind. Sie sind im Leben stark lichtbrechend, ihre Struktur ist homogen oder,

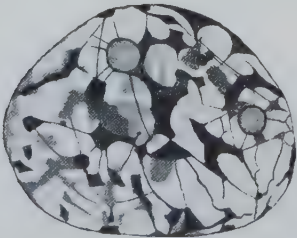


Fig. 7.

Kern aus dem Keimlager des
Darmepithels von Salamandra.
Zwei Nukleolen sind sichtbar.

Nach M. Heidenhain.

offenbar sekundär, durch zahlreiche oder wenige Vakuolen bedingt, mehr oder minder schaumig. Solche mit Flüssigkeit erfüllte Vakuolen können — wenn auch nur selten — festere Inhaltskörper besitzen (Nukleolini, vgl. Kap. 8, Fig. 68).

Anders liegen die Verhältnisse im Eikern. Wir werden später (Kap. 7) sehen, daß sie hier viel zahlreicher sind und daß hier mannigfach von der gewöhnlichen Tropfenform abgewichen wird. Ein hauptsächlichster Unterschied ist auch der, daß hier die Nukleolarsubstanz zweifellos vielfach basichromatischer Natur ist. Diese chemische Differenz wird auch darin bekundet, daß man von echten Nukleolen und Chromatinnukleolen spricht. Ob in somatischen Zellen letztere überhaupt verbreitet sind, ist fraglich. Sie besitzen beide die Fähigkeit der Teilung, der Knospung und des simultanen Zerfalls.

Über ihre Rolle im Zellgeschehen wissen wir nichts Sicheres. Daß sie nicht die fundamentale Bedeutung der Chromosomensubstanz besitzen, geht schon daraus hervor, daß sie bei der Zellteilung jeweils im Plasma zugrunde gehen. Ihre Aufgabe ist vielmehr in den momentanen Bedürfnissen des Kernstoffwechsels bedingt. Man ist vielfach geneigt, sie hierbei lediglich als Abspaltungsprodukte, die schließlich in das Plasma sezerniert werden, anzusehen. Dem widersprechen aber die Verhältnisse, die wir im wachsenden Ei antreffen werden, wo sie im Gegenteil den Eindruck einer außerordentlich aktiven Substanz machen; mit Sicherheit können wir daher nur sagen, daß die Entfaltung des Nukleolarapparates in Proportion steht zur gesteigerten Funktion der Zelle.¹

Es erübrigt noch, über unsere Kenntnisse von der Art der Abgrenzung des Kerns gegen das Protoplasma zu reden. In Schnittpreparaten läßt sich bei geeigneter Färbung erkennen, daß eine scharf begrenzte Membran das Enchylemm und Kerngerüst umzieht. Diese Beobachtung allein schon müßte genügen, ältere Auffassungen, die einen direkten Übergang beider Zellkomponenten annehmen, zu erledigen. Dazu kommt noch, daß das physikalische Verhalten des Kerns sich nur mit der Annahme einer festen, aber sehr schmiegsamen und osmotischen Austausch nach beiden Richtungen gestattenden Membran verträgt. Man kann Kerne aus dem Plasma ohne Schwierigkeit herauspräparieren, die Membran kann mannigfach gefaltet werden bei osmotischen Veränderungen (vergleiche die Vor-

1) Die in viele Lehrbücher übergegangene Darstellung Montgomerys, nach der in den Hautdrüsen von *Piscicola* die Nukleolen in Menge durch die Kernmembran in das Plasma gelangen, hat sich als irrig erwiesen (vgl. Praktikum, 2. Teil).

gänge bei der Auflösung des Eikerns von *Asterias*, Kap. 11), der Kern platzt bei Druck oder Anstich. Die Nukleolen, die Flüssigkeitscharakter besitzen, bilden, wenn sie an die Kernmembran rücken, jeweils charakteristische Randwinkel zu dieser, wie es bei einer festen Wandung notwendig der Fall sein muß.

Die Kernmembran ist, wie sich vor allem bei der Mitose zeigt, im Plasma löslich und kann nach ihrem Ablauf wieder neu gebildet werden. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um eine Entmischung lipoider Substanzen aus dem Kern.

Wenn ein Bau des Kerns, wie wir ihn nun kennen gelernt haben, auch bei höheren Pflanzen und Tieren der allein herrschende ist, so gilt er nicht ausschließlich für niedere Pilze, Algen und Protisten. Auch wenn wir absehen von Bakterien und Cyanophyceen, deren chromatische Substanzen mehr oder weniger diffus im Plasma zerstreut sind, und uns auf echte Kerne beschränken, begegnen wir

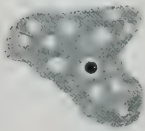


Fig. 8.
Amöbe aus der
Limax-Gruppe.
Original.

Typen, die sich nicht mit den gewohnten decken. Die einfachste Form, in der solche auftreten können, stellt der echte Karyosomkern vieler Amöben, Flagellaten, Algen und Pilze dar. Eine Amöbe aus der Limax-Gruppe besitzt als Kern ein nicht von einer Membran umgebenes Flüssigkeitströpfchen, in dessen Mitte das Karyosom liegt, eine dichte chromatische Kugel, die auch das Linin des Kerns enthält. Der Kernsaft entbehrt jeder Struktur (Fig. 8). Bei anderen Amöben und auch sonst wird ein solcher Karyosomkern weiterentwickelt, indem eine Membran um die Flüssigkeitsvakuole und peripheres auf einem Liningerüst ruhendes Chromatin in dieser gebildet wird (Fig. 9). Wenn wir uns mit der Teilungsweise dieser Kerne beschäftigen werden, wird sich zeigen, daß auch diese entsprechend aberrant verläuft, und daß wir in dem Karyosom nicht etwa einen einfachen Chromatin-nukleolus erblicken dürfen. Der Bau eines Metazoenkerns wird aber trotzdem selbst innerhalb der Rhizopoden schon erworben.

Auch das Protoplasma ist typischerweise nicht homogen, sondern zeigt in den Einzelheiten recht wechselnde Strukturen, die auf der Einlagerung zäherer Teile in ein flüssiges Substrat beruhen. Sie richtig zu deuten, bemühte man sich besonders, nachdem die Protoplasmatheorie Schultzes allgemein anerkannt und damit dem Protoplasma eine dem Kerne ebenbürtige Rolle zuerteilt wurde. Bei der Behandlung der Frage spielt die Technik, mit der das Präparat hergestellt wurde, eine besondere Rolle, denn unsere fixierten

Objekte könnten uns hier mannigfache künstliche Gerinnungsstrukturen des Eiweißes als lebende Strukturen vortäuschen. Darum werden solche Zellen am besten Ausgangspunkt der Protoplasmastrukturstudien sein, die sich im Leben mit starken Vergrößerungen betrachten lassen.

Ein vorzügliches Objekt hierzu ist das Actinosphärium. Hier weißt das Plasma eine unzweifelhafte Schaumstruktur auf. Größere und kleinere Waben sind dicht zusammengefügt (Fig. 10). Es darf also die Substanz der Wabenwände nicht mischbar sein mit dem wässerigen Inhalt. Schnitte durch solches Plasma zeigen die zu er-

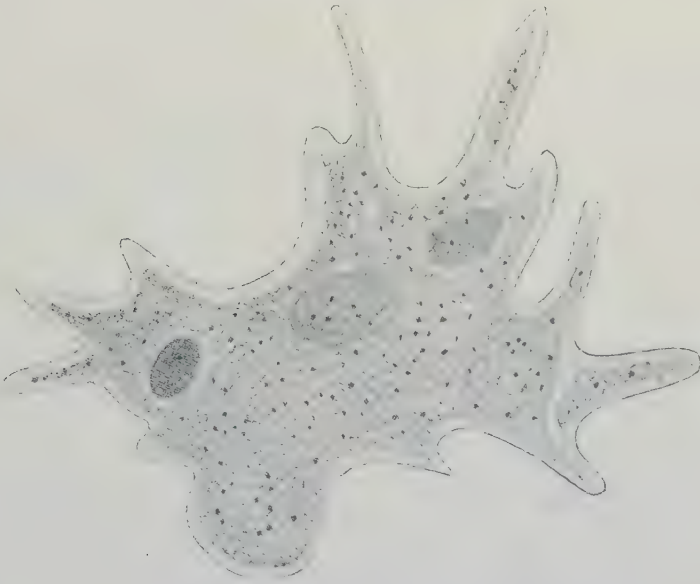


Fig. 9. *Amöba vespertilio*. Nach Dofflein.

wartende Struktur, ein feines Gitterwerk, das aber nach der Beobachtung am Leben nur vorgetäuscht wird und tatsächlich der Ausdruck querschnittener Wabenwände ist. Zum Teil handelt es sich bei diesem Objekt aber nicht um elementare, sondern um besonders durch Wasseraufnahme vergrößerte Waben. Der Durchmesser der Elementarwaben bewegt sich meist um 1μ . Aus solchen finden wir z. B. auch fast den ganzen Körper vieler Amöben zusammengesetzt (Fig. 9). Hier und beim Actinosphärium können wir auch beobachten, wie sich die Waben verhalten, wo sie Fremdkörper oder Vakuolen begrenzen. Sie ordnen sich zu einem sogenannten Alveolarsaum, d. h. sie nehmen die Form eines Zylinderepithels an, indem ihre Wände sich senkrecht zu dem Körper stellen.

Unentbehrlich für diese Bütschliche Wabentheorie des Plasmas ist dessen flüssige Beschaffenheit. Von ihr können wir uns aber am Actinosphärium auch durch eine Anzahl ausschlaggebenden Momente leicht überzeugen. Zerdrücken wir ein Tier unter dem Deckglase, so runden sich alle Zelltrümmer zu Kugeln ab, ebenso wenn wir ein solches mit dem Messer halbieren. Zwei Tiere sind ferner in der Lage, völlig zusammenzufließen. Die Nahrungsvakuolen im

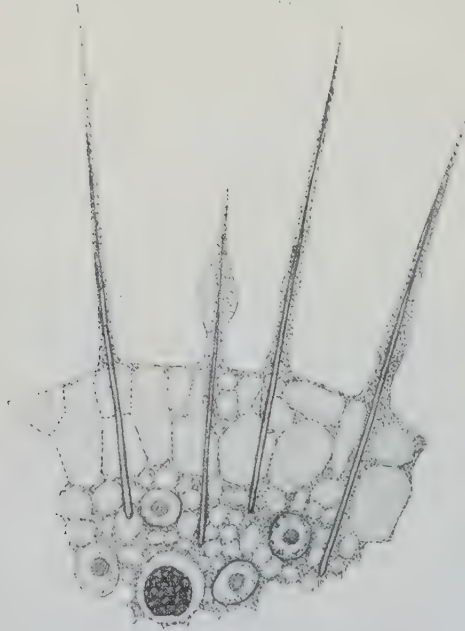


Fig. 10. Randstück eines Actinosphaerium Eichhorni. Nach Bütschli.

Inneren des Tieres sind stets rund. Sie sind darin auch frei verschiebbar. Das Plasma ist an gewissen Stellen in ständiger Bewegung und wo es von der der Flüssigkeit angemessenen Kugelform abweicht, findet sich eine feste Differenzierung, die ihm dies — nach dem Plateauschen Prinzip — ermöglicht. Letzteres ist bei den strahlenförmigen Pseudopodien der Fall, die an der ganzen Oberfläche das Tier besetzen. Ihre nadelförmige Achse läßt sich leicht beobachten und bis an die Grenze zwischen Ekto- und Entoplasma verfolgen (Fig. 10). In ihrem dünnen Plasmaüberzug läßt sich

auch die Protoplasmaströmung erkennen. Besondere sehr kleine Granula, die hier und auch sonst der Gerüstsubstanz eingelagert sind, ändern ständig, von dieser getragen, ihre Lage.

Die gleichen Strukturbilder treffen wir nun vielfach auch bei Metazoen mit ähnlicher Deutlichkeit an und man hat guten Grund, auch auf sie die Wabentheorie anzuwenden. Wenn sie aber auch die im allgemeinen herrschende geworden ist, so ist sie doch keineswegs die einzige geblieben. Man hat vielmehr auch die Ansichten geäußert, das Plasma besitze Netzstruktur, Fadenstruktur, baue sich aus Granulis auf, oder sei überhaupt homogen.

Alle diese Strukturtheorien haben aber nicht den allgemeinen erklärenden Wert, wie die Wabentheorie. Sie haben das gemeinsam,

daß sie eine gelegentlich gesteigert auftretende Struktur zum Grundprinzip machen wollen. Was der Autor der Filartheorie beschrieb, hat sich neuerdings als eine sekundäre Einlagerung in das Plasma herausgestellt, die Bilder, die für eine Schwammstruktur sprachen, ordnen sich ebenso zwanglos der Schaumvorstellung unter und wirklich homogene Plasmen scheinen nur gelegentlich vorzukommen.

Die Granulalehre Altmanns ist neben der Bütschlis zweifellos die ausgearbeitetste. Altmann stellte sich unter seinen Granulis elementare morphologische und physiologische Einheiten der lebendigen Substanz vor. Sie besitzen die Fähigkeit selbständiger Assimilation, des Wachstums und der Teilung. Sie können sich spezifisch differenzieren und daher nebeneinander in der Zelle die verschiedensten Funktionen erfüllen. Tatsächlich treffen wir Körnchenstrukturen im Plasma vielfach an, unter Umständen in einer Entfaltung, daß sie den ganzen Charakter der Zelle bedingen, wie in Drüsenzellen, Pigmentzellen, Ganglienzellen usw.¹ Aber es handelt sich dabei doch immer um Granula, die einer Grundstruktur erst eingelagert sind, und diese erscheint überall in den der Wabentheorie gerecht werdenden Strukturen.

Die Struktur des Protoplasmas kann auf mannigfache Weise durch solche sekundäre Einlagerungen, die durch den spezifischen Stoffwechsel der Zelle bedingt sind, oder durch besondere Differenzierungen, die mit der Mechanik der Zelle, z. B. mit der Mitose in Zusammenhang stehen, kompliziert werden. Diese Dinge haben uns in der Folge noch oft zu beschäftigen. Neuerdings gesellt sich aber nach der Ansicht einiger Forscher noch ein weiterer elementarer geformter Bestandteil hinzu, die Mitochondrien. Es sind das mit besonderen Methoden selektiv färbbare Körnchen oder Fädchen, die sich in außerordentlich vielen Zellen haben nachweisen lassen. Die Frage ist aber heute noch keineswegs spruchreif; wir wissen nicht, ob alle Zellen, so, wie sie einen Kern besitzen, auch Mitochondrien führen, und sind auch nicht sicher, ob all das, was so genannt wird, wirklich eine Einheit darstellt. Wir werden ihnen in Geschlechts- und Soma-zellen² vielfach begegnen (vgl. Kap. 4).

Wesentlichere Aufschlüsse, als all jene morphologischen Befunde, würde uns natürlich eine eingehende Kenntnis von der Mikrochemie der Zelle verschaffen. Tatsächlich ist aber bis jetzt die ge-

1) Vgl. Praktikum, 2. Teil.

2) Letzteres im 2. Teil dieses Praktikums.

samte Zellenlehre in erster Linie eine deskriptive Wissenschaft von anatomischem und entwicklungsgeschichtlichem Charakter geblieben. Denn die mikrochemische Erforschung der Stoffwechselvorgänge in der Zelle hat keineswegs mit der beschreibenden Richtung Schritt halten können. Das ist vor allem durch den Mangel an geeigneten Methoden bedingt.

Die eigentlichen Träger des Lebendigen im Plasma sieht man in den hochkomplizierten Proteinen, wie es die Albumine, Fibrine, Nukleine, Plastine und andere sind. Besonders reich ist, wie schon aus dem mikroskopischen Bilde zu schließen war, der Gehalt an Wasser (70 % und mehr). Bei der Verbrennung bleiben als Rückstände die verschiedensten Salze; Chlor, Schwefel, Phosphor, Kalium, Natrium, Magnesium, Calcium, Eisen hat man in Äthodium nachweisen können. Dazu kommen die mannigfachsten Stoffwechselprodukte der progressiven oder regressiven Metamorphose.

Wohl haben wir eine Anzahl wirklicher Mikroreaktionen, die uns einzelne Zellbestandteile mit Sicherheit bestimmen lassen. So besitzen wir einige Kenntnisse über das Vorkommen von organisch gebundenem (maskiertem) und freiem (anorganisch gebundenem) Eisen; können Phosphor im Kern nachweisen und dort im Plasma, wo wir Gründe haben, chromatische Substanzen zu vermuten. Das Fehlen von Kalium und den Chloriden im Kerne läßt sich durch gewisse Silbernitratlösungen eruieren. Im Plasma findet sich Kalium reichlich, nicht aber merkwürdigerweise in dem der Nervenzellen. Von den Kohlehydraten können wir das Glykogen mit besonderer Farbe darstellen, Osmiumsäure oder Sudanfärbung gestatten uns Fette zu definieren und so fort. Eine planmäßige Anwendung aller möglichen Methoden auf die verschiedensten Zellarten und Funktionsstadien fehlt aber bis jetzt. Immerhin sind hier die Anfänge zu einer Chemie der Zelle auf mikroskopischer Basis vorhanden.

MATERIAL UND TECHNIK

Salamandra oder Proteus, Chironomus-Larven, Raupen-Spinn-drüsen, Ovar von Bombus, Wurzeln von Allium, Limax-Amöben, Amoeba Proteus, Actinosphärium.

Wir verwenden erwachsene Feuersalamander oder Proteus, die nach Chloroformnarkose rasch geöffnet werden. Einige Organe, etwa Darm, Harnleiter, Leber fixieren wir sofort — in Stücke von höchstens einen $\frac{1}{2}$ cm Durchmesser zerschnitten — in konzentriertem Sublimat (gelöst in destilliertem Wasser), eventuell mit einem Zusatz

von 5 % Eisessig. Verbleib in der Fixationsflüssigkeit etwa zwei Stunden. Für kleine Stückchen genügen wenige Minuten. Auszuwaschen ist in 70proz. Alkohol, dem einige Tropfen Jodtinktur oder besser Jodjodkalium, solange bis keine Entfärbung des stets zu erneuernden Jods mehr eintritt, zugesetzt werden. Bei großen Stücken kann dies Tage lang dauern. Um scharfe Bilder von den Kernstrukturen zu erlangen, empfiehlt sich in erster Linie das Heidenhainsche Eisenhämatoxylin-Verfahren. Die $7,5\mu$ dicken Schnitte¹ werden in 2proz. Eisenalaunlösung etwa 10 Stunden gebeizt, in Wasser kurz abgespült, in Hämatoxylin 6 Stunden gefärbt. Die Differenzierung geschieht wieder in 2proz. Eisenalaunlösung; sie wird wiederholt unterbrochen, mit Wasser das Präparat abgespült und unter dem Mikroskop (eventuell mit einer Wasserimmersion, wenn es sich um besondere Feinheiten handelt) der Grad der Entfärbung geprüft. Zum Schluß wird das Präparat tüchtig in fließendem Wasser gewaschen. Oft ist eine darauffolgende leichte Färbung des Plasmas zweckmäßig, vor allem mit Lichtgrün oder Eosin. Das Kerngerüst aber muß scharf schwarz gezeichnet erscheinen.

Man färbe auch mit Farbkombination wie Delafieldschem Hämatoxylin-Eosin oder Safranin-Lichtgrün (vgl. S. 118), um sich über das der Reaktion des Chromatins entgegengesetzte Verhalten der echten Nukleolen zu orientieren. Weitere spezifische Nukleolenfärbungen finden sich im Kapitel 7.

Chironomuslarven sind vor allem im Winter und Frühjahr von Aquarienhandlungen zu beziehen.² Sie müssen in gut durchlüfteten Gefäßen gehalten werden. Die Speicheldrüsen der erwachsenen Larven gewinnt man am leichtesten, wenn man den Kopf des Tieres mit dem Skalpell vom Rumpfe trennt. Die beiden kleinen hellen Drüsen quellen dann meist von selbst aus dem letzteren, wo sie im 1., 2., 3. Segment oberhalb des Darmes liegen. Wenn nicht, so übe man einen sanften Druck aus, oder ziehe den Darm heraus. Die lebenden Drüsen studiere man in der Körperflüssigkeit. Oft ist die Struktur der Kerne erst nach einiger Zeit deutlich zu sehen. Man fixiere auch unter dem Deckgläschen mit stark verdünnter Essigsäure (ca. 2 %). Der Bau der dreilappigen Drüse ist übrigens nicht der eines Säckchens, wie meist angegeben, sondern diese besteht zum

1) Wenn in der Folge nichts anderes angegeben, sind stets $7,5\mu$ dicke Schnitte herzustellen.

2) Adressen finden sich zahlreich in der Wochenschrift für Aquarien- und Terrarienkunde („rote Mückenlarven“).

größten Teil aus einer einschichtigen Zellplatte, welche von Sekretkanälchen durchzogen wird, die zu einem nur kleinen gemeinsamen Lumen führen (Fig. 11).

Um die Genese der merkwürdigen Struktur studieren zu können, braucht man sehr junge Larven. Man züchtet sie am besten selbst. Gewöhnlich erscheinen in den Aquarien bald Puppen und Imagines (auch im Winter, wenn man die Tiere warm hält). Man schließe für diese das Aquarium oben mit einer Glocke und nach einigen Tagen werden Eischnüre an der Glaswand oder an Wasserpflanzen angeklebt sich zahlreich finden. Die nach 8 Tagen aus den Eihüllen schlüpfenden



Fig. 11.

Ganze Speicheldrüse einer Chironomuslarve nach dem Leben. Nach Alverdes.

etwa 1 mm langen Jungen haben noch normale Kerne. Sind die Larven 3 mm lang, so besitzen die Kerne schon die Scheibenstruktur. Die vorübergehende spirale Anordnung des Chromatins zeigen 5 mm große Larven am besten.

Zur Fixation der Drüsen für Totalpräparate (Boraxkarmin) verwende man Sublimat-Eisessig, für Schnittpräparate Flemmingsches Gemisch (15 Maßteile 1proz. Chromsäure, 4 Teile 2proz. Osmiumsäure, 1 Teil Eisessig). Dieses muß 24 Stunden einwirken und mit Brunnenwasser gut ausgewaschen werden. Färbung hierauf Eisenhämatoxylin oder das hierfür besonders empfohlene Anilinwasser-Safranin (200 g destilliertes Wasser mit Anilin gesättigt, 100 g absoluter Alkohol, 1 g Safranin). Hierin wird 24 Stunden gefärbt, dann wenige Sekunden in salzsaurem Alkohol (1:1000) differenziert. Das Chromatin erscheint nun leuchtend rot, die übrige Drüse bekommt einen blasseren roten Ton.

Zum Studium der Spinndrüsen der Schmetterlinge kann so ziemlich jede größere Form dienen. Eine ganz besondere Entfaltung besitzen sie beim Seidenspinner. Fixation: Sublimat, Färbung: Eisenhämatoxylin. Auch die larvalen Spinndrüsen der Gehäuse bauenden größeren Phryganidenarten (*Limnophilus*, *Anabolia* usw.) eignen sich gut. Man fertige auch Totalpräparate von den Drüsen, die mit Boraxkarmin zu färben sind.

Um Ovarien von *Bombus* zu erhalten, muß man die im Frühjahr allein fliegenden weiblichen Tiere fangen. Fixation mit Gemisch von Petrunkewitsch (300 Maßteile destilliertes Wasser, 200 Teile absoluter Alkohol, 90 Teile Eisessig, 10 Teile Salpetersäure, das Gemisch gesättigt mit Sublimat), das ganz allgemein für Insekteneyer sehr gute Dienste tut und relativ leicht durch chitinöse Hüllen dringt, besonders wenn es etwas erwärmt wird. Dauer der Einwirkung ein Tag; überführen in Jodalkohol. Färbung: Eisenhämatoxylin.

Wegen der Gewinnung des Alliummaterials siehe nächstes Kapitel.

Amöben aus der *Limax*-Gruppe sind leicht zu erhalten. Eine Möglichkeit ist, sie aus Erd-Aufgüssen zu züchten. Man übergieße Erde von verschiedenen Lokalitäten mit Leitungswasser, rühre tüchtig um und halte die Gläser bei 25°. Nach einigen Tagen finden sich, da überall in der Erde Cysten sind, stets in der sich bildenden Bakterienhaut Amöben, oft in enormen Mengen. Solche Häutchen fixiere man mit Schaudinnischer Flüssigkeit (2 Teile wässrige konzentrierte Sublimatlösung, 1 Teil absoluter Alkohol) oder Pikrinessigsäure (100 Teile konzentrierte Lösung von Pikrinsäure, 200 Teile destilliertes Wasser, 3 Teile Eisessig). Im ersteren Fall ist auszuwaschen mit Jodalkohol, wie stets nach sublimathaltigen Gemischen, im zweiten in 70 proz. Alkohol.

Sind die Tiere wenig zahlreich vertreten, so impfe man sie auf künstlichen Nährboden in Petrischalen über. Als Zusammensetzung für diesen wähle man: Agar 0,5, Brunnenwasser 90,5, gewöhnliche alkalische Nährbouillon 10,0 Teile. Hier werden sich die Amöben rasch zusammen mit den als Nahrung dienenden Bakterien vermehren.

Eine andere Möglichkeit ist die, den leicht auspreßbaren Kloakeninhalt von Eidechsen mit einer ausgeglühten Platinöse auf Agar zu impfen. Auch so werden fast stets *Limax*-Amöben entstehen. Präparate aus solchen Kulturen stellt man dann her, indem man, wenn der Nährboden feucht genug ist, ein Deckgläschen auflegt und die anhaftenden Tiere fixiert, oder mit der reinen Öse Agar entnimmt

und auf dem Deckglase verstreicht. Es ist zu beachten, daß sehr rasch, oft nach wenigen Tagen, die freie Kultur wie die auf Agar zur Encystierung schreitet und dann nur das Überimpfen der Cysten auf frischen Boden sie zum Auskriechen und zu weiterer Vermehrung veranlaßt.

Natürlich beobachte man die Tiere vor allem auch wegen ihrer Plasmastruktur im Leben. Auch das Karyosom ist hierbei ob seiner starken Lichtbrechung leicht zu sehen. Karyosomkerne mit peripherem Chromatin führen uns andere Amöben, wie *Amoeba proteus*, die zugleich neben marinen Foraminiferen das schönste tierische Objekt für die Protoplasmaströmung darstellt, oder *Pelomyxa* vor. Bei letzterer sind Schnitte nötig. *Actinosphärium* ist leider nicht überall zu haben, hält sich aber in Kulturen leicht längere Zeit.

Literatur

- Altman, R. *Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen*. 2. Aufl. Leipzig. Veit & Co. 1894.
- Alverdes, Fr. *Die Kerne in den Speicheldrüsen der Chironomuslarve*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 9. 1913.
- Bütschli, O. *Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma*. Leipzig 1892.
- Boveri, Th. *Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns*. Jena. G. Fischer. 1904.
- Browne, R. *On the organs and mode of fecundation in Orchideae and Asclepiadeae*. Transact. of Linn. Soc. vol. 16. 1833.
- Flemming, G. *Zellsubstanz, Kern und Zellteilung*. Leipzig. F. C. W. Vogel. 1882.
- Fischer, A. *Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas*. Jena. G. Fischer. 1899.
- Hartmann, M. *Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre*. Jena. G. Fischer. 1911.
- Heidenhain, R. *Plasma und Zelle*. 1. Abt. 1. Lief. *Die Grundlagen der mikroskopischen Anatomie, die Kerne, die Zentren und die Granulalehre*. Jena. G. Fischer. 1907.
- Hertwig, O. u. R. *Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung*. Leipzig 1890.
- Korschelt, Eug. *Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes*. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 4. 1891.
- Macallum, A. B. *Die Methoden und Ergebnisse der Mikrochemie in der biologischen Forschung*. Ergebnisse der Physiologie. Bd. 7. 1908.
- Mohl, H. v. *Über die Saftbewegung im Inneren der Zellen*. Botan. Zeitung. 1846.
- Montgomery, Th. H. *Comparative cytological studies with especial regard to the morphology of the nucleolus*. Journ. Morphol. vol. 15. 1898.
- Meves, Fr. *Zur Struktur der Kerne in den Spinndrüsen der Raupen*. Arch. mikr. Anat. 48. Bd. 1897.

- Rhumbler, L.** *Der Aggregatzustand und die physikalischen Besonderheiten des lebendigen Zellinhaltes.* Zeitschr. allg. Physiologie. Bd. 1. 1902. Bd. 2. 1902 und andere wichtige Arbeiten.
- Schleiden.** *Beiträge zur Phytogenesis.* Müllers Archiv 1838.
- Schultze, Max.** *Über Muskelkörperchen und das, was man eine Zelle zu nennen habe.* Müllers Archiv 1861.
- — *Das Protoplasma der Rhizopoden und der Pflanzenzellen.* Leipzig 1863.
- Schwann, Th.** *Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen.* Berlin 1839.
- Zacharias, E.** Eine Anzahl Arbeiten in den Berichten der Deutsch. bot. Gesell. und Bot. Zeitung über die Chemie des Zellkernes.
-

2. Kapitel

Die Zellteilung der Metazoen

Die Fähigkeit, sich durch Teilung zu vermehren, ist eine fundamentale Eigenschaft der Zelle. Sie birgt in sich nicht nur die Möglichkeit der Fortpflanzung und Verbreitung eines einzelligen Organismus, sondern stellt auch im vielzelligen Körper das einzige Mittel zur embryonalen Entfaltung, histologischen Differenzierung und zum Ersatz verbrauchter Zellen dar. Wie im Voranstehenden schon berichtet, wurde die Bedeutung der einfachen Amitose — anfangs weit überschätzt — durch die Entdeckung der indirekten Kernteilung



Fig. 12. Durch Amitose zweikernig gewordene Zellen von *Cicada orni*.
a aus dem malpighischen Gefäß; *b* aus dem Follikelepithel des Eies.

Original.

oder Mitose beträchtlich verringert. Immerhin stellt sie einen auch normalerweise in zahlreichen Geweben auftretenden Vorgang dar. Wenn wir aber diese Fälle überschauen, sind nur wenige darunter, in denen auf die Zerschnürung des Kernes auch eine Teilung des Plasmas folgt. Dies ist z. B. der Fall in vielen Blasenepithelien, so dem der Maus, in älteren Knorpelzellen, in Leukocyten. Meist aber bleiben die Teilprodukte des Kernes in einer Zelle liegen, so daß wir in manchen Geweben ausschließlich zwei Kerne finden. Im Ovarialepithel der Hemipteren, sowie in ihrem die Eier ernährenden Zellkolben am Ende jeder Eiröhre, im Malpighischen Gefäß vieler

Hemipteren (Fig. 12), in den Darmepithelien von Nematoden (z. B. *Angiostomum*), in vielen Pigmentzellen und anderwärts begegnen wir dem. Hier dient der Vorgang der Kernteilung also nicht mehr der Zellvermehrung, sondern bezweckt lediglich eine funktionelle Steigerung



Fig. 13.
Riesenzellen aus Heterodera-Gallen. *a* bei *Coleus*.
b bei *Vitis*. Nach Nemec.

durch Vergrößerung der aktiven Kernoberfläche, stellt also eine Parallelerscheinung zu den schon erwähnten polymorphen Nährzellkernen dar.

Dieser Zweck wird noch eindeutiger, wenn die Kernteilung fortschreitet und zur Entwicklung oft enormer Kernmassen in einer Zelle führt. So finden sich in den Mitteldarmzellen von *Mermis* bis zu 15 Kernen, und ähnliches gilt von den Riesenzellen im Knochenmark. Ein Gegenstück zu diesen auf botanischem Gebiet stellen die

Riesenzellen in den von Heterodera verursachten Gallen dar, bei denen auch die Amitose eine große Rolle spielt (Fig. 13). In vielen Fällen geht dann die gleiche Produkte liefernde Teilung in einen Knospungsprozeß über, so am Eikern vieler Hymenopteren, wo zahlreiche kleine Kerne im Plasma verteilt sind, die alle vom Ovocytenkern abstammen (vgl. Kap. 8), oder in den Malpighischen Gefäßen mancher Schmetterlinge und Käfer.

Im allgemeinen gilt jedoch der Satz, daß Zellen, die in Amitose eintreten, wohl noch beträchtliche sekretorische und assimilatorische Leistungen verrichten können, aber zu einer Rolle bei der Organbildung oder Regeneration nicht mehr befähigt sind. Vielfach ist der Vorgang sogar direkt als ein Kennzeichen der Erschöpfung und des nahen Unterganges anzusehen, so etwa in verhornten Plattenepithelien oder in überlebenden Geweben.¹

Damit steht im Einklang, daß auch experimentelle Schädigungen der Zelle die Mitose in Amitose überführen können. In hyper-tonischem Seewasser treten im sich furchenden Seeigeli solche auf, Zentrifugieren erzeugt sie bei Amphibieneiern, Kälte bei Spirogyra.

Die sekundäre Bedeutung der Amitose erklärt sich aus dem Vergleich mit der Mitose. Wohl teilt auch sie das Chromatin oft außerordentlich genau in zwei gleiche Hälften, aber es wird hierbei offenbar nicht auf die im Kerngerüst enthaltenen Chromosomen besondere Rücksicht genommen. Die Folge aber wird uns lehren, daß deren Kompletttreiben für alle gestaltenden Fähigkeiten der Zelle von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Zunächst dachte man sich die Mitose als einen wenig variablen Vorgang. Die Studien der letzten 30 Jahre haben aber, vor allem auch auf dem Gebiet der Protisten, eine Fülle von Einzelheiten aufgedeckt, die sich nur schwer synoptisch betrachten lassen.

Berichten wir kurz zunächst über den Ablauf der Stadien, wie er zum Schema der Mitose geworden ist. Nebeneinander gehen hierbei im Protoplasma und im Kern tiefgreifende Veränderungen vor sich. Im ersteren konzentriert sich das Basichromatin allmählich auf besonders ausgezeichnete Bahnen des Liningerüsts, die sich immer deutlicher durch ihre intensive Färbung von den übrigen achromatischen werdenden Partien unterscheiden. Die chromatischen dornartigen Fortsätze, mit denen anfangs die Chromatinfäden in die an-

¹) Hiermit stimmt scheinbar Knospung an Eikernen nicht überein. Siehe jedoch Kap. 8 die erklärenden Einzelheiten.

grenzenden Maschen eingefügt sind und die den Weg des Stofftransportes bekunden, werden mit der Zeit unbedeutend, die Kontur der dichten chromatischen Stränge immer schärfer, bis sie als selbständige Gebilde im Kern liegen. Diese Knäuelstadien bezeichnet man als Spiremkerne. Früher stellte man sie sich als Ausdruck eines einzigen, vielfach verschlungenen Bandes vor. Eingehendere Studien haben uns aber belehrt, daß diese Spireme offenbar von Anfang an aus einer bei jedem Tier und jeder Pflanze konstanten Zahl von Abschnitten bestehen. Während dieser Vorgänge erscheint in der Nähe des Kernes im Protoplasma eine allmählich wachsende Strahlenfigur, in deren Mitte stets ein färbbares Korn, das Zentriol, liegt. Dieses teilt sich rasch nach seinem Auftreten in zwei gleiche Teile, die sich voneinander entfernen und damit auch eine Zerschnürung der Strahlung in zwei gleiche Teile verursachen. Bei der Teilung eines Zentriols werden beide Tochterzentriole vielfach anfangs noch durch einen ebenso färbbaren Verbindungsfaden (Zentrodese) verbunden. Zentriole und Strahlungen — durch eine Anzahl Fasern — die Zentralspindel — miteinander verknüpft — rücken um den Kern her an zwei einander diametral entgegengesetzte Punkte (Polstrahlungen).

Inzwischen haben sich die einzelnen Spiremkomponenten immer mehr kondensiert und Stab- oder Kugelform angenommen. Wir bezeichnen diese Chromatineinheiten als Chromosomen. Die Kernmembran aber wird, sei es schon vor dem Auseinanderweichen der Strahlungen oder später, unter deren Einfluß aufgelöst. Hierbei vermag sich die Strahlung an den beiden Polen und die Zentralspindel auf Kosten des Liningerüsts im Kern zu vergrößern.

Die Chromosomen aber stellen sich während oder nach der Auflösung der Kernmembran in die Zentralspindel derart ein, daß sie genau gleichweit von beiden Polen entfernt, in eine einzige Ebene zu liegen kommen (Äquatorialplatte). An jedes von ihnen setzt sich an einer zunächst liegenden bestimmten Stelle ein Strahl von dem korrespondierenden Zentrum an (Zugfaser).

Nennen wir die Periode der Chromosomenverdichtung die Prophase, so haben wir nun den Prozeß bis zur Metaphase verfolgt. Nun erst setzen — im Schema — die eigentlichen teilenden Vorgänge ein. Die Chromosomen lassen einen Längsspalt erkennen, der dadurch immer augenfälliger wird, daß beginnend an der Ansatzstelle der Zugfasern, die beiden Teile nun langsam auseinanderweichen. Die beiden Hälften entfernen sich allmählich ganz voneinander; wenn die Chromosomen bandförmig waren, stellen sie sich hierbei schließlich

in die Längsachse der Spindelfigur ein. Sie bewegen sich nach deren beiden Polen (Anaphase), was natürlich eine gegenseitige Annäherung zur Folge hat, die sich bis zu einer Verklumpung steigern kann.

Die Rekonstruktion der Tochterkerne beginnt mit einer Flüssigkeitsansammlung um die Chromosomen, in die letztere pseudopodienartige mannigfach anastomosierende Fortsätze schicken, auf die ihr Chromatin sich verteilt und die so das junge Kerngerüst darstellen. Die Auflockerung geht so weit, daß im allgemeinen im Ruhekern keine individualisierten Elemente mehr vorhanden sind. Die Nukleolen, die in der Regel mit dem Schwund der Kernmembran sich auflösen, treten schon auf frühen Rekonstruktionsstadien wieder auf (Telophase).

Während der Telophase erlischt die Polstrahlung, ihr Zentriol aber erhält sich, wenn auch nicht stets sichtbar, bis zur nächsten Teilung im Plasma. Die Verbindungsfasern der Tochterkerne, bestehend aus Zentralspindelfasern und neuentstandenen Fäden, die sich je zwischen zwei Tochterchromosomen ausspannten, werden in der Regel von den Seiten her zu einem dichteren Bündel zusammengedrängt, und können sich in beiden Tochterzellen als kondensierter, meist abgerundeter Spindelrestkörper erhalten. In vielen Fällen entsteht während der Anaphase oder Telophase der Chromosomen an der Stelle der ehemaligen Äquatorialplatte in Gestalt von stärker färbbaren Spindelfaserverdickungen eine weitere spezifische Struktur, die sogenannte Zellplatte. Sie kann unter Umständen auch in die ruhende Zelle mit übernommen werden und dort spezifischen Funktionen dienen (z. B. bei den Nährzellen vieler Eier eine Öffnung für den Stofftransport bilden), oder bei der Bildung der Zellgrenze eine Rolle spielen.

Diese entsteht nach dem Auseinanderweichen der Chromosomen entweder neu durch spezifische Differenzierung der äquatorialgelegenen Plasmaregion, oder durch allmählich fortschreitende ringförmige Einbuchtung der alten Zelloberfläche, also durch Oberflächenvergrößerung der schon vorhandenen Zellbegrenzung.

Bei einer großen Anzahl von Objekten stellt sich der Vorgang der Zellteilung ungefähr so dar, wie dieses üblich gewordene Schema es fordert. Die Mitose in den Epithelien der Salamanderlarve, sei es im Schwanzepithel, Kiemenepithel oder Endothel des Bauchfells, einem klassischen Objekt für Teilungsfiguren, kann im großen und ganzen als Beispiel hierfür gelten.

An mannigfachen Stellen aber bedarf eine solche Darstellung eine erhebliche Modifikation, bez. Erweiterung, wenn wir unsere

letzten Erfahrungen über die feineren Strukturen des Chromosoms und die Variabilität in der Entfaltung der achromatischen Figur in Betracht ziehen. Zum eingehenderen Studium der Chromosomen-



Fig. 14. Zellteilung in den Wurzelspitzen der Zwiebel (*Allium Cepa*). 1. Original.

verhältnisse eignet sich infolge der Fülle einzelner Stadien an engbegrenzter Stelle und der Größe der Zellen kein Objekt so gut, wie die rasch wachsende Wurzelspitze der Zwiebel (Fig. 14). Hier zeigt sich in vielen Punkten eine wesentliche Verschiedenheit von jenem

Schema. In völliger Ruhe besitzt der Kern ein sehr enggefügtetes Retikulum mit einem oder zwei echten Nukleolen. Das erste Anzeichen zur Teilung macht sich in einer Tendenz des Retikulums, sich zum Teil in feine parallel zueinander laufende Spiralfäden umzuordnen, bemerkbar. Ganz allmählich werden diese Spiralen stärker chromatisch und dicker. Damit hängt es zusammen, daß die anfangs sehr engen Touren immer weitere werden. Nun können wir auch unschwer erkennen, daß die Spiralen in U-förmige Chromosomen übergehen, deren Umbiegungsstellen alle am gleichen Pol liegen. Von besonderer Wichtigkeit aber ist, daß jetzt auch bereits eine Längsspaltung in jedem der Chromosomen eingesetzt hat, die der Trennungslinie bei der Anaphase entspricht. Kurz vor der Auflösung des Kernes wird der Längsspalt undeutlich, in der Äquatorialplatte ist er nur selten zu erkennen. Die Zugfasern setzen stets an der Umbiegungsstelle der hufeisenförmigen Chromosomen an, so daß deren Schenkel rundum von der Zentralspindel abstehen. Die erste Trennung setzt daher auch in der Mitte des Chromosoms ein und die Tochterchromosomen behalten die U-form bei (Fig. 15). Von besonderem Interesse ist nun die Anaphase und Telophase. Es liegen gesicherte Angaben dafür vor, daß zu dieser Zeit sich das Tochterchromosom bereits wieder längsteilt. Der genaue Zeitpunkt scheint zu variieren. Unter Umständen kommen schon im kompakten Anaphasen-Chromosom Längsspalte vor. Meist aber tritt die Teilung offenbar erst auf, wenn das Tochterchromosom sich auf dem Umweg einer erneuten Spiralbildung auflöst. Sein innerer Teil wird achromatisch (Plastin), der chromatische Mantel ordnet sich in hervorragende Spiraltouren, bei der Alliumzelle und bei der Salamanderepithelzelle erscheinen aber hierbei Bilder, die nur als zwei umeinanderziehende Spiralen zu deuten sind. Diese Duplizität soll nun im Ruhekern latent erhalten bleiben und der in der Prophase auftretende Längsspalt mit dieser ersten Teilungslinie identisch, also durch erneutes Zusammenlegen der beiden Spiralfäden entstanden sein.

Der Zeitpunkt dieser erneuten Teilung scheint aber nicht stets so früh zu liegen. Bei den Askarisfurchungszellen, die hier wegen der geringen Chromosomenzahl ein günstiges Objekt sind, steht es anderseits außer Zweifel, daß die Chromosomen ungespalten in den Kern eingehen, hier je eine einzige Spirale entfalten, die bis in die Äquatorialplatte der nächsten Mitose hinein zu verfolgen ist. Erst hier tritt der Längsspalt auf. Da aber nach diesen Untersuchungen bis dahin das Chromosom eine sehr dichtgedrängte Spirale darstellt,

ist der Mechanismus dieser unabhängig von der inneren Struktur auftretenden Teilung noch ganz unverständlich (Fig. 16).



Fig. 15.

Zellteilung in den Wurzelspitzen der Zwiebel (*Allium Cepa.*) 2. Original.

Diese in die jüngste Zeit fallenden Forschungen über die Chromosomenteilung sind weit entfernt, in allen Punkten geklärt zu sein. Jedenfalls geht aus ihnen hervor, daß die Chromosomenteilung

keine Funktion der Spindel ist, sondern aus inneren Struktureigentümlichkeiten desselben heraus erklärt werden muß. Der Spindelapparat aber hat nur die Auseinanderbewegung der Teile zu übernehmen. Von theoretischer Bedeutung wird sich in der Folge bei der Untersuchung der Zahlenreduktion der Chromosomen das



Fig. 16. Erste Furchungsteilung der Ascaris. Original.

Resultat erweisen, daß ein Chromosomenlängsspalt lange vor der Mitose keineswegs nur durch das Aneinanderlegen zweier ganzer Chromosomen erklärt werden kann.

Die Tatsache der Zahlenkonstanz und die Möglichkeit, die einzelnen Chromosomen so lange in den Ruhekern hinein zu verfolgen

und so frühe in der gleichen Lage wieder hervortreten zu sehen, ja bei günstigen Objekten, wie dem sich furchenden Askarisei, von einer Äquatorialplatte zur anderen stets feststellen zu können, hat zu der Auffassung geführt, daß sie stets vorhandene Zellorgane sind, deren gegenseitige Abgrenzung im Ruhekern nur in der Regel vor-

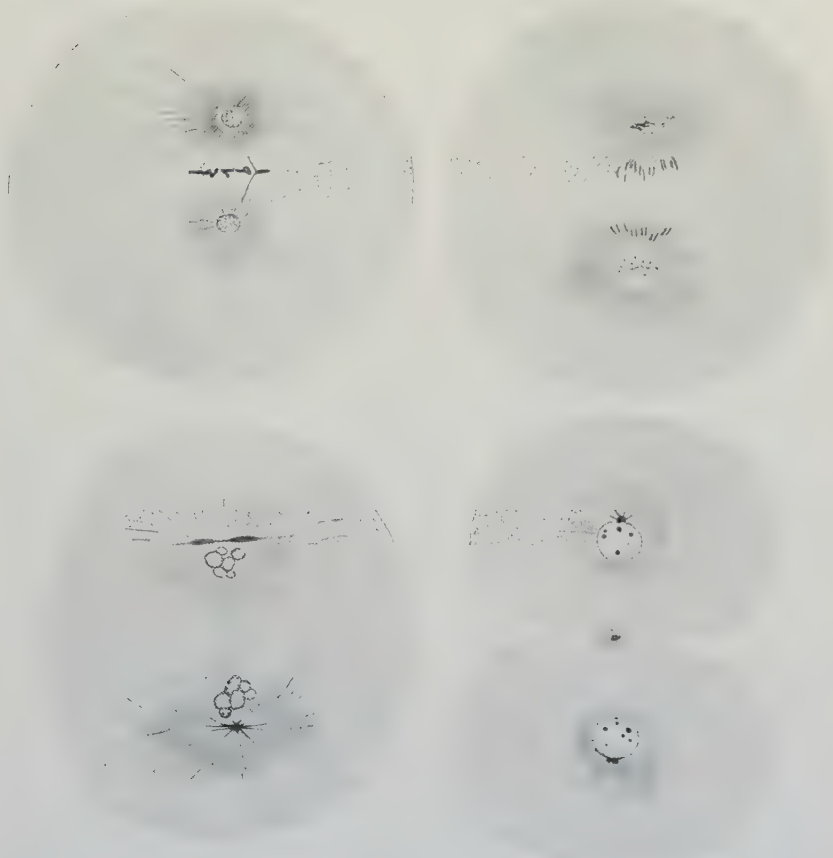


Fig. 17. Erste Furchungsteilung des Seeigels. Nach Boveri.

übergehend unseren Augen entwindet. Eine Fülle von Tatsachen, die wir in der Folge noch kennen lernen werden, besonders aus der Vererbungszytologie, macht diese Hypothese von der Persistenz der Chromosomen zu einer wohlfundierten. Damit darf natürlich nicht eine Konstanz der basichromatischen Substanz gefordert werden. Diese erleidet ständige Wandlungen während der Funktion des Kerns, sie kann die weitaus größere Menge zeitweise abstoßen (vgl. Orogenese)

oder durch Oxychromatin ersetzen. Wirklich persistierend durch alle Zellgenerationen kann natürlich auch die achromatische Basis nicht sein, denn auch sie wächst und wird verbraucht, bzw. ständig ersetzt. Streng genommen können wir also nur von einer Individualität und Persistenz von Kraftzentren sprechen, die sich in wechselnder Weise morphologisch bekunden.

Die Modifikationen, zu denen uns eine vergleichende Betrachtung der achromatischen Bestandteile der Spindel führt, sind nicht weniger erhebliche, als die bezüglich der Chromosomenstruktur.

Was zunächst die Entwicklung der Zentralspindel und der Polstrahlungen betrifft, so muß diese nicht ein nahezu völliges Plasmaproduct sein, wie es uns zum Beispiel die Furchung eines Seeigeleies oder eine Salamandermitose dartut (Fig. 17). Es nimmt



Fig. 18.

Spermatocyteilung eines Schmetterlings. Original.

vielmehr hierbei häufig das Kernretikulum ausschlaggebenden Anteil. Besonders ist es die Zentralspindel, die unter Umständen in ihrer ganzen Ausbildung aus ihm hervorgeht. Solche Fälle sind gar nicht selten in den verschiedensten Geweben. Reifeteilungsspindeln, Furchungsspindeln (besonders bei Insekten) oder zum Beispiel die Samenzellen der Schmetterlinge zeigen karyogene Zentralspindeln und plasmogene Polstrahlungen (Fig. 18). Die verschiedene Entstehung kann zu einer weitgehenden Selbständigkeit beider Teile in der fertigen Spindel führen.

Aus solchen Zuständen leitet sich die Erscheinung ab, daß die Polstrahlung bei der Mitose ganz fehlt und die gleichen Funktionen der Chromosomenverteilung und Zellgrenzenbildung lediglich von einer karyogenen Zentralspindel geleistet werden. Entweder wird das ganze achromatische Gerüst zum Bau der Spindel verwendet, oder — z. B. bei großen Eikernen — nur ein kleiner Teil desselben. Die Bipolarität

der Spindel kann hierbei von Anfang an vorhanden sein, oder sich merkwürdigerweise aus einer Vielpoligkeit sekundär entwickeln (vgl. Fig. 123).

Vor allem sind es wieder die Reifeteilungen vieler Eizellen, die solche Gestalt und Genese besitzen. Die Askaris-Eireifung kann als günstiges Beispiel dienen (Fig. 19). Zur Zeit der Besamung nimmt der bläschenförmige kleine Kern Sternform an, von den Zipfeln der Membran in das Kerninnere ziehen Strahlenbündel. Allmählich wandern diese Kegel zu je zwei Gruppen zusammen. Es entsteht ein mehrpoliges, garbenbündelartiges Stadium, das erst spät in eine regelrechte sogenannte Tonnenfigur übergeht, bei der in keinem Punkt die Fasern mehr zusammenstoßen, sondern nur wenig konvergierend, an beiden Polen abgeschnitten sind und sich, verlängert, in einem Punkt treffen würden, der oft außerhalb der Zelle liegt. Das leitet über zu vollkommener Parallelität der Zentralspindelfasern, wie sie bei Protisten, Pflanzen und Metazoen vorkommen kann und nur noch wenig gemein hat mit dem achromatischen Apparat eines sich furchenden Seeigeleies, zumal wenn man bedenkt, daß auch dieser Typus nicht nur aus einer vielpoligen Figur entstehen kann, wie bei der Askaris, sondern sogar aus einer Anzahl, anfangs zerstreut im Kernbezirk liegender, völlig selbständiger bipolarer Spindelchen, die zunächst jedes Chromosom gesondert zugeteilt bekommen. Mehrfach wird auch angegeben, daß um Tonnenspindeln die Kernmembran jederzeit erhalten bleiben kann.

Nackte Zentralspindeln sind auch bei pflanzlichen Mitosen die Regel. Die Teilungen in der Allium-Wurzel lassen aber leicht erkennen, daß ihre Entstehungsweise im Gegensatz zu einer Askaris-Reifespindel in der Regel trotzdem eine plasmogene ist. Wenn die Chromosomen schon beträchtlich kondensiert sind, tritt gleichzeitig an entgegengesetzten Polen ein Faserkegel auf, der mit der Breitseite der Kernmembran aufsitzt. Weitere Differenzierungen treten in der Folge nicht mehr hinzu.

Entsprechend der vielpoligen Bildungsweise tierischer karyogener Zentralspindeln entwickelt sich auch die pflanzliche plasmogene Zentralspindel sehr oft auf dem Umwege über ein vielpoliges Stadium, das dann zu ganz ähnlichen Garbenbündelformen zu führen pflegt, wie sie die Askaris-Eireifung bietet.



Fig. 19. 1. Reifeteilungsspindel des Eies von Askaris. Original.

Wir haben nun noch die Frage zu beantworten, ob angesichts dieser keineswegs erschöpften vielfachen Erscheinungsformen des Zellteilungsapparates sich die Auffassung von dem Zentriol als einem hierbei stets vorhandenen und während der Zellruhe persistierenden Organell behaupten kann. Nach dem heutigen Stande unser Erfahrungen ist auch dies nicht der Fall. Neben der großen Anzahl der Fälle, in denen sich geformte Strukturen im Zentrum der beiden Mitosenpole finden, steht eine ebenso große, in denen dies sicher nicht der Fall ist. Den Teilungen der höheren Pflanzen fehlen Zentriole, ebenso den tierischen Mitosen, die nur in nukleären Zentralspindeln bestehen. Wir müssen in ihnen daher nur den gelegentlichen morphologischen Ausdruck einer spezifischen, bei der Mitose in Tätigkeit tretenden Kraft sehen, die sich stets einzustellen scheint, wenn Polstrahlungen gebildet werden. Als ein Beispiel aus der Reihe der vielen Objekte, die uns leicht das Zentriol vor Augen führen, sei die Salamandermitose genannt.

Wenn wir in vielen Zellen, und zwar besonders, wenn es sich um besonders stark entfaltete Polstrahlenbildung handelt, noch eine Anzahl weiterer spezifischer Strukturen um das Zentriol herum entstehen sehen, so sind auch sie natürlich in gesteigertem Maße als sekundäre Gebilde zu betrachten, die unter dem Einfluß jener zentralen Kraft entstehen. Als solche sind zunächst die Zentrosomen zu nennen, plasmatische Hüllen, die das Zentriol einschließen. Sie werden nie von den Polstrahlen durchsetzt und erscheinen homogen oder fein wabig strukturiert. Ihre Affinität zu chromatischen Farbstoffen ist unter Umständen so groß, daß die Zentriole verborgen bleiben können, und nur die beträchtliche Größe auf die Deutung als Zentrosomen hinweist. Dies ist in der Regel bei den Furchungsteilungen der *Askaris* der Fall, die uns als Objekt hierzu dienen mögen. Einen besonderen Typus stellt das grobmaschige Zentrosom des Seeigeleies dar (Fig. 17). Die lange bezweifelte sekundäre Natur des Zentrosoms erhellt aus einer Anzahl von Punkten. Abgesehen davon, daß es in der Mehrheit der Objekte fehlt, wird es in Eizellen, wo es verhältnismäßig oft vorhanden, proportional der Verkleinerung der Furchungszelle, immer unscheinbarer und fehlt bald ganz. Ferner teilt es sich bei der Zentriolteilung keineswegs stets mit wie bei der *Askaris*, sondern kann hierbei zerstört werden. Durch unsere Figuren, die die Schicksale der inneren Polstrahlung zwischen den beiden Reifeteilungen des *Arion*-Eies illustrieren, wird dargetan, wie hierbei, nachdem das Zentriol sich schon während der ersten Teilung verdoppelt hat, zunächst das Zentrosom sich vergrößert, und dann

die beiden neuen Zentriole innerhalb desselben und aus dessen Substanz eine mitotische Figur im kleinen entfalten.

Nach fortgesetztem Wachstum beider Teile platzt endlich das Zentrosom, die in ihm neuentstandenen beiden Pohlstrahlungen vereinigen sich mit der währenddem erhalten gebliebenen Strahlung der vorangegangenen Teilung und verursachen deren Zergliederung auf zwei Zentren (Fig. 20).

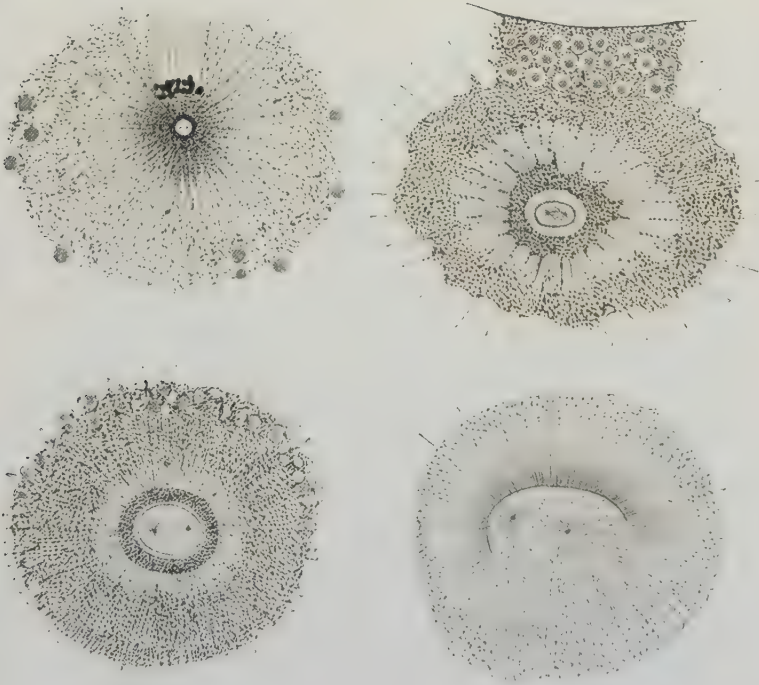


Fig. 20. Zentrosomenteilung und Periplastbildungen an den Reifespindeln des Arion-Eies. Nach Lams.

Dieses Objekt macht uns auch mit weiteren sekundären Hüllbildungen des Zentriols bekannt, den sogenannten Periplasten. Darunter versteht man weitere konzentrische spezifisch differenzierte Zonen um dieses, die noch vergänglicherer Natur sind als das Zentrosom. Hier folgt auf dieses eine scharf begrenzte schmale Kugelschale von feinen Körnchen, dann eine breitere körnchenfreie und dann erst die von Dotter erfüllte Region des Eiplasmas. Diese zwei Zonen aber sind im Gegensatz zum Zentrosom stets von den Radien durchsetzt. Bei der Zentriolteilung können diese Zonen gleichmäßig mitverteilt werden.

Leichter zugänglich sind ähnliche Periplastbildungen des *Piscicola*-Eies. Nachdem hier schon frühzeitig ein Zentriol am heranwachsenden Eikern aufgetreten ist, wächst es in der Folge zu einem großen scheinbar viergeteilten Gebilde und entfaltet um sich allmählich außer einer zentrosomenartigen, aber von den Radien durchsetzten Hülle, noch eine breite helle und eine schmale dunkle Zone (Fig. 21, 22).

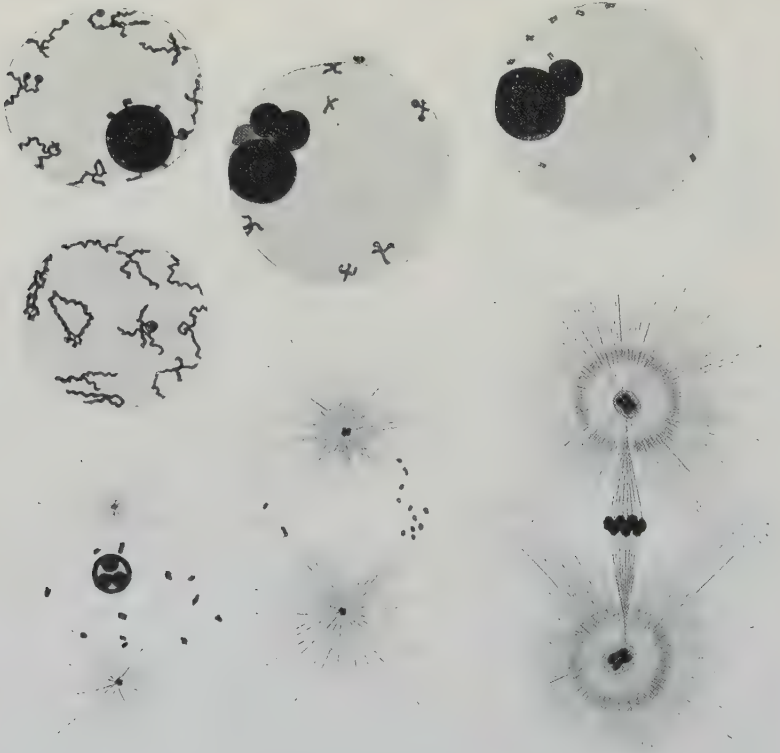


Fig. 21. Entstehung der ersten Reifespindel des *Piscicola*-Eies. Allmähliche Entfaltung des Zentrosoms und der Periplastbildungen. Nach Jörgensen.

Wir müssen nach alledem unsere Kenntnisse dahin zusammenfassen, daß wir sagen: Jede Zelle vermag gleichzeitig ein oder sogar mehrere Kraftzentra zur Entfaltung zu bringen, die sich in einer gesetzmäßigen Orientierung der unter ihrem Einfluß entstehenden faserigen Differenzierungen äußern, ohne daß hierzu häufig vorhandene zentrale Organelle notwendig sind. Diese sind sekundärer Natur, können aber oft lange Zeit die Zellgenerationen im Plasma begleiten, bis sie dort zugrunde gehen.

Der Ersatz für solche — gewissermaßen verbrauchte — Zentra führt, soweit wir hierüber etwas wissen, stets auf den Kern zurück. Das ist besonders eindeutig vielfach am Ende des oft sehr lange dauernden Eiwachstums zu beobachten. Wir werden bei Betrachtung

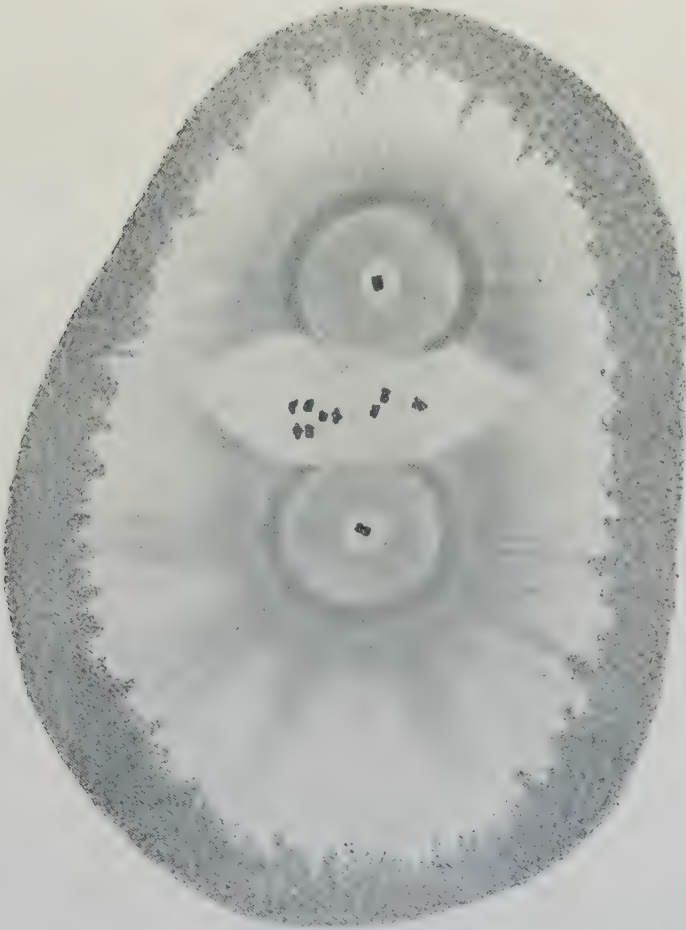


Fig. 22. Erste Reifeteilung des Piscicola-Eies. Nach Jörgensen.

der Reifeteilungen des Eies (Kap. 11) Fälle kennen lernen, bei denen ein geformtes Cytozentrum innerhalb des geschlossenen Kernes auftritt und durch die Kernmembran hindurchtritt. Ja bei den Samenzellen des Spulwurms kommt es vor, daß es schon im Kern seine Aktivität durch Erregung einer Strahlung bekundet, ähnlich auch bei Protozoen.

Mit dem Schwund extranukleärer Zentren während des langdauernden Eiwachstums hängt sicher auch die Tatsache zusammen, daß Richtungsspindeln so häufig Polstrahlungen und geformte Zentren entbehren. Die Ausbildung des Teilungsapparates bleibt eben oft auf einer niederen Stufe der Entfaltung stehen.

Durch die Möglichkeit einer Persistenz von Zentren im Plasma und eines Nachschubs solcher aus dem Kern ist es auch erklärlich, daß vielfach nebeneinander in einer Zelle die Zentren zweier Generationen sich finden, von denen dann meist das ältere durch Zentriol, ja Zentrosom, und Polstrahlung ausgezeichnet ist, das jüngere sich als hiervon unabhängiges karyogenes Konvergenzzentrum der Zentralspindel offenbart. Beide können bei der Mitose funktionieren oder das ältere kann hierbei völlig unbeteiligt sein.¹ Letzteres hat häufig seinen Grund in der Fähigkeit des Zentriols, auch im Ruhestadium der Zelle noch weitere Aufgaben zu übernehmen, die zunächst mit denen der Mitose gar nichts gemeinsam zu haben scheinen. Da aber der Nachweis der Zentren in ruhenden Zellen und ihre Funktion uns später noch oft wird beschäftigen müssen (siehe Kap. 3, 5, 6 und über Epithelzellen²), so sei hier nur auf die eine oft wiederkehrende der Geißelbildung und -insertion hingewiesen, die auch bei der Protistenmitose eine große Rolle spielt. Sie ist z. B. an den ruhenden und sich teilenden Samenzellen der Schmetterlinge zu beobachten (vgl. Fig. 18).

Die Frage nach der Funktion der einzelnen Spindelteile ist eine wenig geklärte, da die meisten Deutungsversuche sich nicht zur Aufgabe gemacht haben, die Fülle von Varianten zu umfassen, sondern fast nur von dem anfangs dargestellten Schema ausgegangen sind. Immerhin können wir einiges mit Bestimmtheit annehmen. Zunächst hat sich die wichtige Tatsache ergeben, daß die Chromosomenteilung nicht eine Leistung der mitotischen Figur darstellt, sondern hiervon unabhängig vor sich geht, offenbar geleitet von Kräften, die in der Struktur des Chromosoms selbst bedingt sind. In der Mitose aber wird nur das Entfernen der Teile bewerkstelligt. Hier-

1) Beispiele für diesen Zustand stellen die Eireifung der Ostrakoden (nach Müller-Calé), die letzte Spermatogonienteilung von Nephridium, oder die generativen Zellen im Pollenschlauch von Ginkgo dar. Daß eine karyogene Zentralspindel später sich zu einer Zentriol und Polstrahlung führenden Figur vervollständigen kann, wie es die oben dargelegte Auffassung verlangt, beweist die experimentelle Zytologie (siehe Kap. Künstliche Parthenogenese).

2) Letzteres im 2. Teil dieses Praktikums.

zu scheint die Zentralspindel unumgänglich notwendig zu sein. Die Polstrahlung und die in ihr lokalisierten Strukturen können einen wesentlichen Anteil weder hierbei noch bei der Teilung des Plasmas besitzen. Wir sehen die Plasmateilung sogar bei ein und derselben Zelle mit und ohne Polstrahlung in der gleichen Weise ablaufen. Es ist recht gut möglich, daß die hier dem Mikroskopiker vor allem sich aufdrängende schöne Struktur nur eine recht sekundäre Beeinflussung des Protoplasmas darstellt.

Über ihre Entstehungsweise hat man sich verschiedenartige Vorstellungen gemacht. Die ansprechendste sieht in ihnen durch Zug nach dem Zentrum hin gestreckte Wabenwände. Dieser soll durch einen vom Zentrosom ausgehenden Flüssigkeitsentzug aus den Wabenwänden entstehen. Damit stehen zentripetale Körnchenwanderungen (Periplaste), das Anschwellen der Zentrosomen und das nicht seltene Vorkommen zentraler, besonders flüssigkeitsreicher zentrosomenartiger Strukturen (Seeigelei) in Einklang.

Ob nun auch die Chromosomenwanderung durch einen Zug der ansitzenden Fasern zu erklären ist oder durch eine aktive Wanderung oder durch abstoßende Kräfte, darüber besitzen wir keine Gewißheit. Die Versuche, die Spindelfiguren als magnetische Kraftfelder zwischen zwei ungleichnamigen Polen zu deuten und die Chromosomenverteilung als Abstoßung gleichgeladener Körper, müssen jedenfalls als gescheitert angesehen werden. Es darf endlich nicht verschwiegen werden, daß Stimmen laut geworden sind, die dahin gehen, daß überhaupt keine der uns heute bekannten Kräfte das zu vollbringen vermag, was die lebendige Zelle in der Mitose leistet.

MATERIAL UND TECHNIK

Zikaden oder Wanzen. Salamander-Larven. Allium. Askaris. Seeigel oder Seesterne. Schmetterlingshoden. Piscicola.

Zum Studium der Amitose im Ovar der Hemipteren können Vertreter der Homoptera und Heteroptera (so Blattwanzen, Zikaden) benutzt werden. Ob durchweg auch die Malpighischen Gefäße zwei Kerne enthalten, ist unbekannt. Besonders groß und klar sind die Verhältnisse bei den Zikaden (*Cicada orni*¹⁾), auch *Lecanium*, *Pentatoma* und *Nepa* zeigen die Erscheinung.

1) *Cicada orni*, auch sonst ein vorzügliches Objekt zu histologischen Studien, kann in allen Entwicklungsstadien lebend bezogen werden von der Naturalienhandlung Padewieth in Zengg. In Erde, in die frische Wurzeln von Rosen, *Sambucus* oder ähnlichem eingegraben sind, kann man die Larven lange am Leben halten.

Salamandra maculosa ist leicht in Terrarien zu halten. Im Frühjahr begatten sich die Tiere, im Herbst (September, Oktober) sind die Embryonen im mütterlichen Uterus nahezu ausgewachsen, bleiben aber bis zum nächsten Frühjahr noch im Mutterleibe. Man braucht aber die natürliche Geburt nicht abzuwarten, sondern kann im ganzen Winter schon die Embryonen entnehmen. Diese halte man in flachen Schalen mit Wasser und füttere sie mit Chironomuslarven, Tubifex oder kleinen Regenwürmern. Die verschiedenen Epithelien sind hervorragende Objekte zum Studium der Kernstruktur und der Mitose am Leben und im fixierten Zustand. Für ersteren Zweck ist es gut, die Larven in weißen Porzellanschalen in der Wärme zu halten, weil letztere und das reflektierte weiße Licht die Verdunkelung der Larven durch Pigmente herabsetzen. Man benütze dann in erster Linie das Schwanzepithel, indem man den ganzen abgeschnittenen Schwanz in Wasser untersucht. Auch die gefüllte Harnblase ist ein günstiges Objekt, um Kerngerüst und Nukleolus im Leben zu sehen.

Die Zahl der Mitosen soll am größten sein, wenn man die jungen Larven mehrere Tage hungern läßt, dann bis zur Übersättigung füttert und dann „etwa am vierten Tage nach Beginn der Fütterung“ fixiert. Besonders geeignete Stellen sind die Kornea, die sich in konserviertem Zustand leicht abziehen läßt, das Epithel der Schwanzflossen und die Kiemenblättchen, die man in der Mundhöhle den die äußeren Kiemen tragenden Knorpelleisten als sehr zarte durchsichtige Platten aufsitzend findet. Auch das parietale Bauchfell kann verwendet werden. Man fixiere 1 Tag oder länger mit Flemmingschem Gemisch (1 proz. Chromsäure 15 Vol., 2 proz. Osmiumsäure 4 Vol., Eisessig 1 Vol.; Auswaschen in fließendem Wasser 24 Std.), oder mit Sublimat, und färbe kleine Fetzen der Epithelien mit Eisenhämatoxylin, oder (nach Sublimat) mit Delafieldschem Hämatoxylin. Die Kiemenblättchen färbe man im ganzen.

Querschnitte durch das Larvenepithel zeigen dessen zweischichtigen Bau und lehren besonders schön Intrazellularbrücken kennen, die als feine Protoplasmabahnen die Zellwandung beiderseits durchbrechen und die Intrazellularlücken zwischen den Zellen durchziehen.

Leichter wird man eine lückenlose Zahl von Teilungsstadien in den Wurzelspitzen der gewöhnlichen Küchenzwiebel finden (*Allium cepa*). Man setze solche auf ein zylindrisches Glas, so daß der untere Teil der Zwiebel in Wasser hängt, und fixiere die Spitzen der nach wenigen Tagen erscheinenden Wurzeln. Man schneide

etwa 5 mm oberhalb der Spitze durch, denn weiter oben finden sich keine Teilungen mehr. Die Fixierung ist am besten in Flemmingschem Gemisch. Färbung Eisenhämatoxylin.

Askaris megalocephala ist in den Schlachthäusern zu bekommen; wir werden sie noch oft als ein ganz hervorragendes zytologisches Objekt zu benutzen haben. Die Besamung der Eier geschieht im weiblichen Uterus, zur eigentlichen Befruchtung aber, d. h. zur Verschmelzung beider Vorkerne, und damit zum Beginn der Embryonalentwicklung ist es nötig, daß die Eier mit dem Kote des Wirtstieres in das Freie gelangen. Experimente lehren, daß es der Sauerstoff ist, der nötig ist, um eine Verschmelzung der Vorkerne einzuleiten. Da stets in den unteren Teilen der Uteri eine Menge reifes Eimaterial angesammelt ist, darf man nur den rasch vom Schlachthaus nach der Arbeitsstätte gebrachten Wurm öffnen und die dickeren Abschnitte des Uterus auf Objektträger ausgebreitet in eine feuchte Kammer bringen, um Material von beliebigen Embryonalstadien zu erhalten. Man stellt sie sich einfach mittels eines mit Wasser gefüllten Tellers und einer Glasglocke her. Da es ein besonderer Vorzug des Objektes ist, daß seine dicke Eischale sehr wohl durchsichtig ist, so ist der Fortschritt der Furchung leicht zu kontrollieren. Befindet sich ein Teil der Eier auf dem vollendeten Zweizellenstadium, so ist es an der Zeit, zu fixieren, um auch alle Vorstadien zu erhalten. Das Objekt ist sehr schwer gut zu fixieren; Sublimat, Flemmingsches Gemisch und andere versagen. Sehr gute Resultate erhält man vielfach mit Carnoyscher Flüssigkeit (60 Teile absoluter Alkohol, 30 Teile Chloroform, 10 Teile Eisessig). Färbung: Eisenhämatoxylin.

Noch ein anderer Weg kann zur Gewinnung von Furchungsstadien führen. Das Einlegen der Tiere bez. nur der Eiröhren in Alkohol, wie es zu anatomischen Kurszwecken geschieht, regt ebenfalls die Furchung an. Besonders gut soll dies in Perennyschem Gemisch vor sich gehen (40 ccm 10 proz. Salpetersäure, 30 ccm absoluter Alkohol, 30 ccm $\frac{1}{2}$ proz. Chromsäurelösung). Daraus erhellt die außerordentliche Widerstandsfähigkeit der Eihülle. Um tonnenförmige Reifespindeln beobachten zu können, muß eine entsprechend hohe Stelle im Eischlauch geschnitten werden (vgl. Kapitel Eireifung).

Noch größer für die Zellforschung, besonders die experimentelle, ist die Bedeutung der Echinodermen, vor allem der Seeigel. Am günstigsten ist es natürlich, mit ihnen am Meere selbst, in einer der zahlreichen, heute vorhandenen marinen Stationen, zu arbeiten.

Immerhin lassen sie sich zu Kurszwecken leicht lebend von der jeweils nächsten Station verschicken. Am geeignetsten sind *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus*. Letzterer ist für das Studium am Leben ob seiner größeren Durchsichtigkeit vorzuziehen. Leider aber ist das Material bis zu einem gewissen Grad unberechenbar. Der Zustand der Geschlechtsdrüsen ist ein periodisch wechselnder. Auf Stadien mit prallgefüllten Organen folgen Tiere, die abgelaicht haben und deren zurückgebliebene Eier in Zerfall begriffen sind, um den jungen Ovocyten als Nahrung zu dienen. Solche Ovarien, die einen schmutzig-krümeligen Inhalt zeigen, in dem höchstens hier und da ein gesundes Ei schwimmt, sind unbrauchbar. Es wird sich aber, selbst wenn die Sendung sehr ungünstiges Material enthält, doch unter 20, 30 Tieren stets das eine oder andere als geeignet erweisen. Ein unangenehmer Umstand ist ferner der, daß Männchen und Weibchen sich äußerlich nicht unterscheiden lassen.

Um reines Material von nur reifen Eiern zu erhalten, verfähre man folgendermaßen. Zunächst werden dem Tier mit der Schere die Stacheln einigermaßen geschoren; hierauf die flachere Mundseite durch einen kreisförmigen Schnitt abgetragen, der Darm entfernt und das Tier in Seewasser ausgespült und von allen Kotballen gereinigt. Die Ovarien sind nun als fünf mehr oder minder stattliche, leuchtend orangefarbene Bänder zu sehen, die nach der Mitte zu in kurze Ausführungsgänge übergehen. Jetzt setzt man das Tier auf ein niederes bis zum Rande mit reinem Seewasser gefülltes zylindrisches Glas, so daß seine obere Hälfte mit den Geschlechtsöffnungen in das Wasser taucht. Ist das Ovar in gutem Zustande, so treten dann von selbst mächtige Eimassen aus und sinken zu Boden. Unter Umständen aber ist eine stärkere Reizung der Drüse, am besten durch Daraufblasen mit einer Pipette oder auch durch sanften Druck nötig. Auch die Eier, die durch Platzen derselben sich oben im Tier ansammeln, sind brauchbar, aber leichter verunreinigt. Die Eier durch Herausnahme der Gonade und Zerpupfen zu gewinnen, ist weniger ratsam, weil hierbei auch unreife Eier in die Kultur gelangen, die in Bälde in ihr einen Zersetzungsherd darstellen.

Die Hoden sind durch mehr weißgelbe Färbung charakterisiert. Ihnen kann das Sperma direkt von oben durch Anreißen der Drüse entnommen werden.

Eier und Sperma müssen, bevor man zur Besamung schreitet, unter dem Mikroskop geprüft werden. Erstere sollen möglichst gleich-

mäßig rund sein, stellenweise Abplattungen durch die Spannung im Ovar gleichen sich rasch aus. Letzteres muß lebhaft beweglich sein.¹

Die Befruchtung nimmt man in Uhrschaalen vor. Die Eier müssen hierbei stark konzentriert sein, das Sperma stark verdünnt werden und hiervon nur wenige Tropfen zugegeben werden. Hierauf wird gut gemischt. Ist das Material gut, so heben sich rasch die Befruchtungsmembranen ab. Dieser Vorgang muß unter dem Mikroskop kontrolliert werden. (Über die Beobachtung der Einzelheiten der Befruchtung am Leben siehe Kapitel Besamung und Befruchtung.) Ist er eingetreten, so gießt man die Eier in eine größere Schale mit reichlichem Wasser. In ihr sollen die Eier den Boden nur in einer einzigen Schicht bedecken. Beginnt sich die erste Furchungsspindel zu entwickeln, so fixiere man die erste Portion. Man spritzt mit der Pipette die Eier energisch in Pikrinessigsäure (konzentrierte wäßrige Pikrinsäure mit zwei Teilen Wasser verdünnt und dem Gesamtvolumen 1% Eisessig zugesetzt; nach einer halben Stunde Überführung in 70proz. Alkohol; längeres Verweilen jedoch nicht schädlich). Die ratenweise Fixation wird bis zum vollendeten 2- oder 4-Zellenstadium fortgesetzt. Es sei erwähnt, daß eventuell auch die Bastardierung *Strongylocentrotus* ♂ $\times$ *Echinus* ♀ ausführbar ist, nicht aber die reziproke.

Bei Seesternen (*Asterias glacialis*) nehme man die Ovarien heraus und zerschneide sie in Seewasser, um Eier zu erhalten. Dotterreiche Seesterneier, wie solche vom *Echinaster*, sind ungeeignet.

Von den Eiern werden Totalpräparate mit Boraxkarmin gemacht, Schnittpräparate mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Um die Eier, die mit Boraxkarmin vorgefärbt sind, einzubetten, bediene man sich folgender Methode. Ein Uhrsälchen mit flachem Boden, schwach mit Glyzerin eingerieben, wird mit flüssigem Paraffin ausgegossen. Nachdem es (ohne in Wasser getaucht zu werden) erstarrt ist, bohre man ein oder mehrere trichterförmige Löcher in das Paraffin, die bis auf den Glasboden reichen. In diese fülle man die in Xylol-Paraffin befindlichen Eier möglichst zahlreich, das Xylol immer wieder absaugend, ein und setze die Schale aufs neue in den Thermostaten. Nachdem sich der Inhalt wieder ganz verflüssigt hat, kühle man vorsichtig ab, so daß alle Eier auf kleine Häufchen konzentriert bleiben.

1) In feuchtem Filtrierpapier unter einer Glasglocke lassen sich beide Geschlechter, auch wenn sie geöffnet sind, oft mehrere Tage aufbewahren.

Um Spermatogonien- und Spermatocyte-Teilungen im Schmetterling zu finden, müssen die Hoden aus Raupen vor oder nach der letzten Häutung herauspräpariert werden. Es können die verschiedensten Objekte benutzt werden; große Zellen haben z. B. die *Lymantria*-Arten, die von Händlern bezogen werden können.¹ Fixation: einige Stunden in Carnoyscher Flüssigkeit.

Um *Piscicola* zu erhalten, setze man sich mit einer Fischzuchterei in Verbindung. Besonders bei größeren Abfischungen kann man die Tiere leicht bekommen. Am geeignetsten sind sie in den Frühjahrsmonaten, wohl auch noch im Sommer. Im Herbst und Winter sind die Eizellen noch klein, die beiden Zentriole sind aber auch diese ganze Zeit über mit einer ganz schwachen Strahlung am Kern zu finden. Man schneide die Tiere in zwei, drei Stücke und schneide diese längs, dann wird man fast auf jeden Schnitt die eine oder andere Reifeteilung vorfinden. Fixation mit Sublimat mit oder ohne Eisessigzusatz. Färbung: Eisenhämatoxylin, Delafieldsches Hämatoxylin.

Literatur

- Baltzer, Fr.** *Über mehrpolige Mitosen bei Seeigeleiern.* Verh. Phys.-med. Ges. Würzburg, 39. 1908.
- Bonnevie, Chr.** *Chromosomenstudien 1. Chromosomen von Ascaris, Allium und Amphiuma. Ein Beitrag zur Lehre von der Chromosomenindividualität.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. 1908.
- — *Über Struktur und Genese der Askarischromosomen.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 9. 1913.
- Boveri, Th.** *Zellenstudien 2. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala.* Jena 1888.
- — *Zellenstudien 4. Über die Natur der Zentrosomen.* Jena 1901.
- — *Die Blastomerenkerne von Ascaris megalocephala und die Theorie der Chromosomenindividualität.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 3. 1909.
- Carnoy, J. B.** *La cytodierèse des Arthropodes. La Cellule.* Bd. 1. 1884.
- Dehorne, A.** *Recherches sur la division de la cellule I Le duplicisme constant du chromosome somatique chez Salamandra et chez Allium.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 6. 1911.
- Flemming, G.** *Zellsubstanz, Kern und Zellteilung.* Leipzig 1882.
- Gregoire, V.** *Les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryocinèse somatique a propos d'une interprétation nouvelle.* Ann. Soc. scient. Bruxelles t. 36. 1912 (gegen Dehorne).

1) Man sehe die Annoncen der Insektenbörse und der Entomologischen Zeitschrift nach, die auch sonst dem Zytologen manches gewünschte Material verschaffen können.

- Gross, J.** *Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren, zugleich ein Beitrag zur Amitosenfrage.* Zeitschr. f. wiss. Zool. 69. Bd. 1900.
- Heidenhain, M.** *Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellprotoplasma.* Arch. mikr. Anat. Bd. 43. 1894.
- Jørgensen, M.** *Zellenstudien II. Die Ei- und Nährzellen von Piscicola.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 10. 1913.
- Lundegårdh, H.** *Das Caryotin im Ruhekern und sein Verhalten bei der Bildung und Auflösung der Chromosomen.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 9. 1912.
- — *Die Kernteilung bei höheren Organismen nach Untersuchungen an lebendem Material.* Jahrb. wiss. Botanik. Bd. 51. 1912.
- Lams, H.** *Recherches sur l'auf d'Arion empiricorum.* Mém. in 4^o publ. par la Classe d. Scienc. Acad. Roy. Belg. T. II. 1910.
- Rabl, C.** *Über Zellteilung.* Anat. Anz. Bd. 4. 1889.
- Rhumbler, L.** *Versuch einer mechanischen Erklärung der indirekten Zell- und Kernteilung.* Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 3. 1896.
- — *Stemmen die Strahlen der Astrosphäre oder ziehen sie?* Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 4. 1897.
- Schneider, K. C.** *Histologische Mitteilungen 3. Chromosomen-genese.* Festschrift f. R. Hertwig. I. Jena 1910 (bezieht sich auf Salamandra).
- Strassburger, Ed.** *Zellbildung und Zellteilung.* Jena 1880.
- Veydovsky, F. u. Mrazek.** *Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. 62. 1903.
- Veydovsky, F.** *Zum Problem der Vererbungsträger.* Verlag Königl. böhm. Gesellsch. d. Wissenschaften. Prag 1911—12.
- Ziegler, H. E.** *Die biologische Bedeutung der Amitose im Tierreich.* Biol. Zentralblatt. Bd. 11. 1891.
-

3. Kapitel

Die Zellteilung der Protozoen

Entsprechend dem bei Protisten vielfach aberranten Kernbau sind auch die Teilungen nicht durchweg denen der Metazoenkerne gleich. Am meisten verschieden sind die der Karyosomkerne. Aber auch diese weichen unter sich wieder mannigfach voneinander ab. Betrachten wir den Typus zuerst, den man als Promitose bezeichnet

hat (Fig. 23). Er findet sich bei jenen primitiven Kernen, die nur aus Karyosom und einer umgebenden membranlosen Flüssigkeitsvakuole bestehen. Das erste, was auf den Beginn einer Teilung hindeutet, ist die Streckung des Karyosoms zu einem ovalen Gebilde. In diesem sondern sich hierauf zwei Substanzen, eine dichtere, die sich mehr an beiden Polen sammelt, und eine chromatinärmere, in erster Linie offenbar aus Plastin

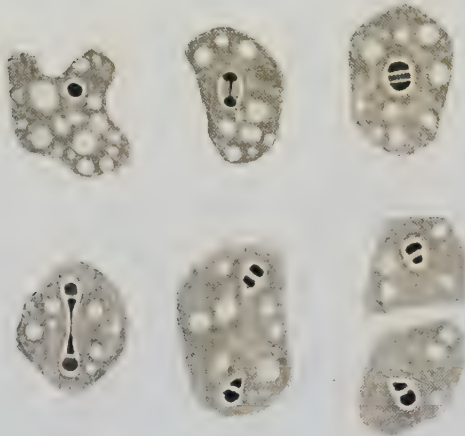


Fig. 23.

Teilung einer Limax-Amöbe. Original.

bestehende, die die Mitte einnimmt. Die erstere bezeichnen wir als Polkappen. Sie sind durch einen chromatischen Faden anfangs noch miteinander verbunden. Ohne daß sich zunächst der Kern weiter streckt, sammelt sich jetzt in der Mitte des achromatischen Teiles, der Andeutungen einer parallelfaserigen Struktur erhält, eine äquatorialplattenartige Substanz. Die Polkappen aber flachen sich in vielen Fällen fast zu Halbkugeln ab. Zieht sich das ganze ehemalige Karyosom biskuitförmig auseinander, so teilt diese „Äquatorialplatte“ sich in zwei Tochterplatten. Spätere Stadien zeigen, daß die Polkappen sich immer weiter voneinander entfernen, die Tochterplatten nach sich ziehen und die sich immer mehr in der Mitte verengende achro-

matische Verbindung durchreißt. Die beiden Chromatine vereinen sich in dem Tochterkern als bald wieder zu einem homogenen Karyosom.

Der Flüssigkeitsmantel um dieses bleibt während des ganzen Prozesses erhalten und macht entsprechende Veränderungen durch.

In zahlreichen Fällen läßt das Karyosom in seiner Mitte bei geeigneter Differenzierung ein Korn erkennen, das von vielen als Zentriol angesprochen wird. Dieses teilt sich frühzeitig, die Tochterzentriole nehmen die Mitte der Polkappen ein und deren chromatische Verbindung stellt eine Zentrodese dar.

Irgendwelche Strahlungserscheinungen im Plasma fehlen. Das Plasma der Zelle zerschnürt sich trotzdem während der letzten Phasen der Kernteilung in zwei Teile.



Fig. 24.

Teilung des Kernes von Chlamydomonas. Nach Schaudinn.

Die vorübergehende Trennung beider Chromatine scheint von großer Bedeutung zu sein. Denn bei höher entwickelten Kerntypen wird diese immer mehr betont und zu einer konstanten. So bei vielen Kernen mit peripherem Chromatin und Kernmembran. Es zeigt sich dann, daß jene Äquatorialplattensubstanz aus dem peripheren Chromatin hervorgeht. Da sie sich außerdem oft aus distinkten Einzelindividuen zusammensetzt, die sich sehr regelmäßig teilen, spricht viel dafür, in dieser Sonderung die allmähliche Herausarbeitung der Chromosomen zu sehen. Wo eine Membran vorhanden ist, bleibt sie bei der Teilung erhalten und wird mit zerschnürt.

Das Karyosom schleppt unter Umständen bei der Teilung auch nach, wie bei Coccidien oder Chlamydomonas (Fig. 24).

Noch innerhalb der Rhizopoden aber erleben wir die Entfaltung der Mitose zu dem Metazoeotypus. Fälle, in denen zwar noch ein karyosomartiges Gebilde vorhanden ist, aber nicht mehr mitgeteilt

wird, sondern vorher aufgelöst wird, leiten über zu ganz nach Metazoenweise gebauten Kernen.

Ein interessantes Zwischenglied stellt die Centropyxis-Mitose dar (Fig. 25). Das Kerngerüst setzt sich schon deutlich aus einem Liningerrüst und eingelagerten Chromatinbrocken zusammen. Das



Fig. 25. Teilung des Kernes von Centropyxis. Nach Schaudinn.

Zentriol ist noch intranukleär. Es äußert sich zu Beginn des Prozesses durch eine Zentrierung des Kerngerüsts. Bald teilt es sich und die Zentren treten an die Kernmembran, eine lebhaft Polstrahlung im Plasma erregend. Das Chromatin ordnet sich auf einer deutlichen, innerhalb der alten Kerngrenzen liegenden, aus gestreckten Wabenwänden bestehenden Zentralspindel zu distinkten Chromosomen. Ihre Teilung und Anaphase verläuft ganz metazoenartig. Auch eine Zellplatte wird gebildet. Was aber die Zelle doch scharf von dem

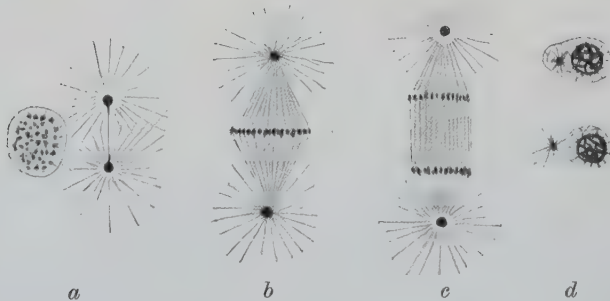


Fig. 26. Teilung des Kernes von Acanthocystis. d Zwei Stadien des Auftretens des neuen Zentrums im Kern. Nach Schaudinn.

Metazoentypus scheidet, ist, daß das Zentriol noch dauernd im Kern sitzt. Nur vorübergehend auf das Plasma einwirkend, wird es im Laufe der Telophase wieder ganz in diesen einbezogen.

Ein extranukleäres Zentrum, und damit die höchste Mitosenentfaltung treffen wir bei Acanthocystis (Fig. 26). Hier hat sich dasselbe offenbar deshalb vom Kern emanzipiert, weil es eine sekundäre

Aufgabe bei der Pseudopodieninsertion übernommen hat. Die Teilungsvorbereitungen im Kern, ein Spiremstadium, U-förmige fädige Chromosome, die sich allmählich kondensieren, völlige Auflösung des Kernes, das Verhalten des achromatischen Apparates, alles verläuft einer Salamandermitose außerordentlich ähnlich.

Der Vergleich mit unseren Erfahrungen an der Metazoenzelle führt aber noch zu weiteren Ähnlichkeiten. Zeitweise vermehrt sich das Tier durch Knospung. Die Teilung der Kerne hierfür geht nicht mittels des Zentrums im Plasma vor sich, sondern durch einen abgekürzten amitotischen Prozeß, bei dem die Kernmembran intakt bleibt. Schnürt sich ein Stück Plasma des Muttertieres mit einem solchen Kern ab, so entbehrt dieses daher zunächst des Teilungsorganes. Die Untersuchung lehrt, daß es neugebildet wird, und zwar tritt es

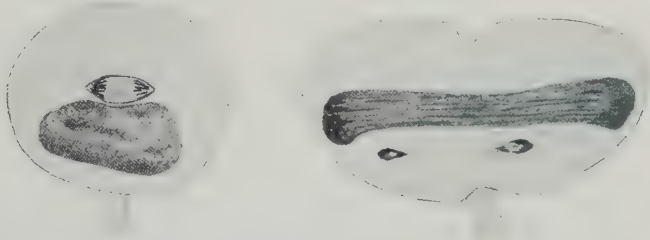


Fig. 27. Teilung des Makro- und Mikronukleus bei Carchesium.
Nach Popoff.

zuerst, dicht am Karyosom, im Kern auf, durchbricht diesen und begibt sich ins Plasma, um die künftigen Teilungen zu leiten.

Wir machen also ganz die gleiche Erfahrung, wie an der Metazoenzelle. Der Ersatz von Zentren geschieht aus dem Kern heraus; ja die primitiven Protozoenmitosen lehren uns noch viel eindringlicher, daß Teilungsorganelle, bzw. kinetische Kraftzentren ursprünglich reine Kernorgane bzw. -eigenschaften sind.

Daß auch die Funktionen der Protisten-Chromosomen denen der Metazoen gleichzusetzen sind, lehrt die später noch zu berührende Tatsache, daß sich neben zahlenmäßiger Konstanz an ihnen auch echte Reduktionsvorgänge vor der Verschmelzung der Gameten haben aufdecken lassen.

Einen vereinfachten Typ stellen die Makronukleusteilungen der Ziliaten dar (Fig. 27). Bei den Ziliaten ist es zu einer weitgehenden Sonderung der Substanzen gekommen, die sonst als Einheit im Protozoenkerne funktionieren. Die Substanz des Mikronukleus können

wir der des peripheren, Chromosomen bildenden Chromatins gleichsetzen, der Makronukleus stellt dagegen die somatische oder funktionelle Komponente dar, im großen und ganzen der Polkappensubstanz vergleichbar. Auch in der Verschiedenart der Teilung beider Kerne äußert sich dies. Der Makronukleus wird ungleich weniger sorgfältig geteilt als der Mikronukleus, der bei der Teilung vielfach deutliche Chromosomen entwickelt. Er streckt sich in die Länge, schnürt sich in der Mitte ein, und zieht sich wie eine zähflüssige Masse auseinander, bis er in der Mitte durchreißt und die spitz ausgezogenen Zipfel nachzieht. Dabei wird seine wabige Struktur mehr oder minder deutlich parallel gefasert. Wo der Makronukleus in der ruhenden Zelle eine extreme Form, wie die eines Hufeisens oder Rosenkranzes besitzt, wird diese erst in eine geschlossenere übergeführt. Eventuell eingelagerte Nukleolen werden wahllos verteilt. Ob die Makronuklei jedoch die Fähigkeit, Zentriole zu bilden, ganz verloren haben, ist nach einigen neuen Befunden nicht sicher.

In der *Acanthocystis* haben wir schon ein Beispiel kennen gelernt, bei dem extranukleäre Zentren sekundäre Funktionen übernommen haben. Außerordentlich verbreitet aber ist dies unter den Protisten in einer anderen Form. Die Zentriole werden zu Insertionspunkten der Geißeln. Dabei stehen sie mit dem Kern, bzw. einem zentralen Zentriol in diesem, von dem sie stammen, durch eine Desmose in Verbindung oder liegen selbständig im Plasma (Fig. 28). Wenn der Kern solcher Zellen sich teilt, kann dies geschehen, ohne daß die extrazellulären Zentren bei der Kernteilung eine Rolle spielen, also mit den daneben im Kern lokalisierten Zentren. Erstere teilen sich dann selbständig und bewirken so die Entstehung neuer Geißeln. Oft aber wandern auch die Geißelzentriole an die beiden Pole



Fig. 28.
Bodo lacertae.
Original.

der Kernmitose und leiten diese. Die Geißeln können während dieser Zeit abgeworfen werden (*Copromonas*), oder erhalten bleiben (*Spongomonas*, *Myxoflagellaten*). Es treten hier also Zustände ein, die ganz denen gleichen, die wir früher im Schmetterlingshoden kennen gelernt haben und wie sie auch bei den Kragengeißelzellen der Schwämme zu finden sind.

Zwischen den sich teilenden, geißeltragenden Zentriolen werden oft besonders mächtige Desmosen ausgespannt, die in den Tochterzellen erhalten bleiben und zu Achsenstäben werden, die den

ganzen Flagellatenkörper durchziehen, oft sogar am Hinterende aus ihm heraussehen. Sie stellen ein festes Widerlager für die lebhaft sich bewegenden Geißeln dar und haben zugleich einen formgebenden Einfluß auf den Plasmaleib. (Vgl. Kapitel Histogenese der Spermien, Koltzoffsches Prinzip.) (Fig. 29.)

Bei der Entstehung der ^{nucleon}extrazellulären Zentren durch einen Knospungsvorgang am Kern ist es oft schwer, mit Sicherheit zu entscheiden, ob diesen nicht auch von der eigentlichen Kernsubstanz etwas mitgegeben wird und wir es also tatsächlich mit sehr kleinen Kernen zu tun haben. Bei den Trypanosomen, Trypanoplasmen, Halteridium und anderen ist dies sicher der Fall. Wir sprechen dann

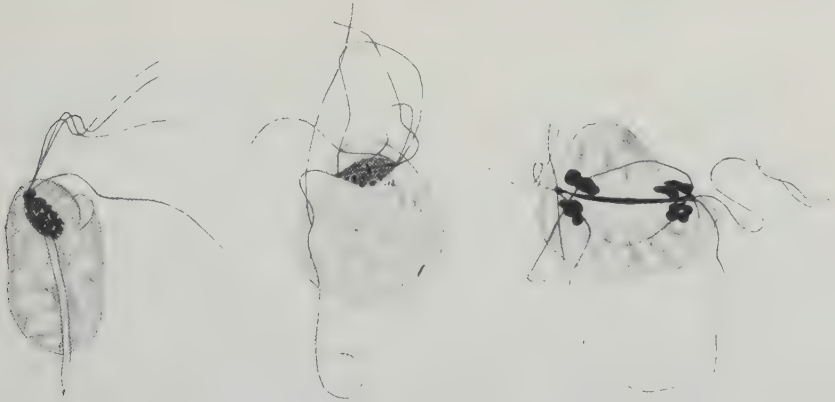


Fig. 29. *Trichomonas batrachorum* in Teilung. Nach Dobell.

von Blepharoblasten. Ihre Kernnatur wird unter Umständen durch die komplizierte Form ihrer Teilung offenbar, indem dann eine regelrechte Spindel mit zwei polaren Zentriolen und einer Äquatorialplatte auftritt.

Eine Frage, die noch nicht ganz gelöst ist, ist die, ob auch die zahlreichen Basalkörner am Ende der Wimpern der Ziliaten Zentriolnatur haben. Ihr färberisches und topographisches Verhalten ist das gleiche, und die wenigen Angaben, die wir über ihre Genese besitzen, so von Tintinniden, sprechen sehr dafür.¹

Ebenso steht noch offen, welches das Wesen der Parabasalapparate ist. Es sind dies merkwürdige, besonders bei den Trichonymphiden entfaltete höchst komplizierte Bildungen offenbar chromatischer Natur, die topographische Beziehungen zu Kern, Zentriol, bzw.

1) Im zweiten Teil des Praktikums werden wir bei Behandlung der Flimmer-epithelien darauf zurückkommen.

Blepharoblast und Geißel besitzen (Fig. 30). Sie werden bei der Kernteilung entweder mit geteilt, dann verbindet eine Desmose Zentriol und Parabasalapparat, oder der alte Apparat gelangt un-

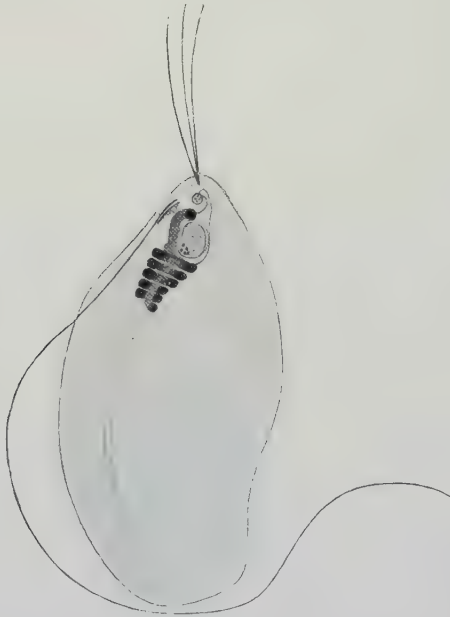


Fig. 30.
Devescovina mit Parabasalapparat.
Nach Janicki.

geteilt in eine Zelle und in der anderen Zelle entsteht er neu am Zentriol. Möglicherweise handelt es sich um besonders gewachsene Zentriolsubstanz; daß diese hierzu befähigt ist, wird uns mehrfach die Histogenese der Spermien lehren. Auch *Bodolacertae* besitzt einen derartigen Apparat, der sich bogenförmig um den Kern legt (Fig. 28).

Die Protozoen liefern uns so wesentliche Ergänzungen zu unseren Vorstellungen von der Mitose und den verschiedenen Möglichkeiten der Verwendung einzelner Mitosenorganelle, wie Zentriol oder Desmose. Sie lehren uns äußerst interessante

Vorstufen der definitiven Metazoenmitose, und machen die Annahme eines allgemeinen Ursprungs der Zentren aus dem Kern fast zur Gewißheit.

MATERIAL UND TECHNIK

Amöben, *Acanthocystis*, *Paramecium*, *Carchesium*, Flagellaten des Eidechsen- und Mäusedarmes, Trypanosomen.

Wie man Kulturen von Amöben aus der *Limax*-Gruppe erhält, lese man im 1. Kapitel nach. Zum Vergleich ziehe man irgendeine Form mit peripherem Chromatin heran. Eventuell kann man sich aus dem Königlichen Institut für Infektionskrankheiten in Berlin Agarkulturen der merkwürdigen *Amoeba diploidea* kommen lassen.

Acanthocystis tritt nicht selten auf, meist allerdings vereinzelt. Man fixiere mit Schaudinns Flüssigkeit oder Pikrinessigsäure und mache Totalpräparate und Schnitte (letztere sind mit Eisenhämatoxylin zu

färben), um das ständig vorhandene Zentralkorn zu sehen. Centropyxis und Chlamydophrys kommen als schwerer zu beschaffende Objekte nicht in Betracht.

Die Ziliatenteilung studiert man an Paramaecium, Frontonia, Carchesium oder einem anderen großen Objekt. Man fische unter der Lupe aus sich lebhaft vermehrenden Kulturen die leicht erkennlichen Teilungsstadien heraus und fertige von ihnen Totalpräparate in Boraxkarmin an.

Vorzügliche Objekte und jederzeit in Menge erhältlich sind die parasitischen Flagellaten der Eidechsen und Mäuse. Man gewinnt, wenn man die Tiere nicht töten will, durch Druck etwas Kot aus dem After der ersteren, verdünnt diesen, wenn nötig, mit physiologischer Kochsalzlösung und studiert die Tiere unter dem Deckglase, mit Wachsrand vor dem Eintrocknen geschützt. Um ihre große, die Beobachtung störende Beweglichkeit herabzusetzen, kann man etwas dünnflüssige Gelatinelösung zusetzen. Ausstriche werden mit Schaudinnischer Flüssigkeit fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt. Es finden sich meist mehrere Formen nebeneinander. Am häufigsten wird man die zweigeiselige Bodo lacertae ohne Achsenstab, gelegentlich mit Parabasalapparat, und Trichomastix lacertae finden. Letztere besitzt vier Geißeln, zwei Basalkörper und einen aus der Desmose bei der Teilung entstehenden dünnen Achsenstab. Seltener ist Trichomonas lacertae mit drei Geißeln, einer undulierenden Membran und sehr schwach entwickeltem Achsenstab.

Um undulierende Membranen und einen kräftigen Achsenstab zu studieren, ist Trichomonas muris am geeignetsten, die den Blinddarm der Maus stets in Unmengen erfüllt. Der etwas über das Tier hervorragende Achsenstab wird hier nicht durch eine Zentrodsmose des Kerns, sondern der Basalkörper gebildet. Lamblia muris im Dünndarm ist doppelkernig und achtgeiselig.

Trypanosomenausstriche erhält man im Kgl. Institut für Infektionskrankheiten in Berlin, oder dem Institut für Tropenkrankheiten in Hamburg. Die Blutparasiten vertragen ein Eintrocknen sehr gut, die trockenen Ausstriche fixiert man in absolutem Alkohol einige Minuten. Solche Trockenpräparate färbt man nach der Giemsa'schen Methode. In der Farbe (1 Tropfen Giemsa'slösung [von Grüber in Leipzig] auf 1 ccm destilliertes Wasser) verbleiben die Präparate 15 Minuten oder länger, hierauf spült man sie mit Wasser tüchtig ab und schließt in Kanadabalsam ein. Kern, Blepharoblast und Randfaden muß dann rot erscheinen, das Plasma blau, die roten Blut-

körperchen fleischfarben. Vergleiche zu der oft launischen Färbung die speziellen Anleitungen, z. B. Neumann-Mayer. Tierische Parasiten. Verlag Lehmann.

Literatur

- Dobell, Cl.** *Researches on the intestinal Protozoa of Frogs and Toads.* Quart. Journ. Micr. Sc. vol. 53. 1909.
- — *Cytological studies on three species of Amoeba.* Arch. Protistenkunde. Bd. 34. 1914.
- Doflein, Fr.** *Lehrbuch der Protistenkunde.* 3. Aufl. 1911.
- Gläser, H.** *Über die Teilung einiger Amöben. Zugleich ein Beitrag zur Phylogenie der Zentrosome.* Arch. Protistenkunde. Bd. 25. 1912.
- Hartmann, M.** *Die Konstitution der Protistenkerne und ihre Bedeutung für die Zellenlehre.* Jena 1911.
- — u. **K. Kisskalk.** *Praktikum der Bakteriologie und Protozoologie.* II. Jena 1910.
- Hertwig, R.** *Über Kernteilung, Richtungskörperbildung und Befruchtung bei Actinosphaerium Eichhorni.* Abh. math.-phys. Klasse Ac. Wiss. München. vol. 19. Abt. 3. 1898.
- Janicki, C.** *Zur Kenntnis des Parabasalapparates bei parasitischen Flagellaten.* Biol. Zentralbl. Bd. 31. 1911.
- Joffos, V.** *Dinoflagellatenstudien.* Arch. f. Protistenkunde. Bd. 19. 1910.
- Nägler, R.** *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Amöben.* Arch. f. Protistenkunde. Bd. 15. 1909.
- Prowazek, S. v.** *Untersuchungen über einige parasitische Flagellaten.* Arb. kais. Gesundheitsamt. Bd. 21. 1904.
- Rosenbusch, F.** *Trypanosomenstudien.* Arch. f. Protistenkunde. Bd. 15. 1909.
- Schaudinn, F.** *Fritz Schaudinns Arbeiten.* Hamburg 1911.
- Wenyon, C. M.** *Observations on the Protozoa in the intestine of Mice.* Arch. f. Protistenkunde. Suppl. I. 1907.

4. Kapitel

Die Chromosomenreduktion im Hoden

Die außerordentliche Sorgfalt, mit der wir bei der Mitose das chromatische Material auf die Tochterzellen verteilt sehen, hatte von Anfang an nahegelegt, daß in ihm, bzw. in den konstant immer wieder auftretenden Chromosomen, dem Organismus besonders wichtige Bestandteile vorliegen. Die Richtung, in der diese Bedeutung zu suchen, legten bald nach der Entdeckung der Mitose die bei der Befruchtung des tierischen Eies gemachten Erfahrungen nahe. Es gesellte sich die Erkenntnis hinzu, daß deren Wesen in der Verschmelzung einer väterlichen und mütterlichen Zelle beruht, der die Vereinigung der beiderseitigen Kerne zu einem einzigen rasch nachfolgt. Da hierbei das Plasma der Samenzelle nur eine geringe Rolle zu spielen und die Übertragung der väterlichen Chromosomen in das Ei in erster Linie angestrebt schien, brach sich die Überzeugung allgemein Bahn, daß in den Chromosomen Vererbungsträger zu sehen sind.

Eine Schwierigkeit aber erwuchs hierbei. Das Gesetz ihrer Zahlenkonstanz und die Auffassung von ihrer Individualität verlangte in irgendeiner Form eine Regulation, die den Organismus vor einer jedesmaligen Summierung der Chromosomenzahl bewahrt. Es zeigte sich aber sogleich, daß eine solche tatsächlich in einer der hypothetischen Vorstellungen gerecht werdenden Weise in beiden Geschlechtern durch besondere nicht Chromosomen spaltende, sondern ganze Chromosomen trennende Mitosen durchgeführt wird und hierdurch die Geschlechtsprodukte vor ihrer Vereinigung nur die Hälfte der Normalzahl erhalten.

Da man die einzelnen Chromosomen zunächst als unter sich gleichwertig ansah, wurde durch eine solche Elimination die vererbende Kraft des Kerns nicht geschädigt.

Eine neue Schwierigkeit gegenüber solchen Reifungsvorgängen tauchte erst auf, als die Theorie von der Persistenz oder Individualität der Chromosomen ausgebaut wurde durch die Hypothese von ihrer Verschiedenwertigkeit untereinander. Morphologische Beobachtungen und

das Experiment sprechen für eine solche. Eine Anzahl Objekte zeigt konstant wiederkehrende erhebliche Differenzen in den Chromosomengrößen; hiervon werden wir uns in der Folge wiederholt überzeugen können; ja gewisse Sonderchromosomen können unter Umständen sich in einer ganzen Reihe von Eigenschaften von den übrigen Chromosomen, selbst im Ruhekern, unterscheiden. Ausschlaggebend aber war für die Frage das Experiment, neben Bastardierungen vor allem ein Versuch, der es ermöglichte, den Furchungskernen einer Seeigellarve einen abnormen Chromosomenbestand aufzuzwingen. Dies ließ sich durch Anwendung künstlicher Polyspermie erreichen. Dringen zwei Spermien in ein Ei, so entstehen, da beide Spermazentren in Tätigkeit treten, abnorme vierpolige Teilungsfiguren, in deren vier Ebenen die drei auf je die Hälfte der Normalzahl herabgesetzten Chromosomenkomplexe (zu je 18) wahllos in wechselnder Zahl verteilt werden. Die Hälfte der Tochterchromosomen je zweier Äquatorialplatten vereinigt sich in einem Kern, der je ein Viertel des Plasmas um sich abgrenzt. Auf diesem Wege kommt es zustande, daß vielfach in keinem Viertel alle 18 Chromosomen vertreten sind, nicht selten eines davon eine komplette Garnitur enthält, seltener zwei oder drei Blastomeren und nur durch einen besonders glücklichen Zufall alle vier.

Hat der verschiedene Chromosomenbestand in den Kernen eine Bedeutung, und das einzelne Chromosom eine Individualität als Erbträger, dann muß dies bei der Weiterentwicklung zutage treten. Tatsächlich entwickelt sich eine Anzahl der Embryonen in allen Teilen krankhaft, andere nur in drei Vierteln, andere in zwei oder einem Viertel. In äußerst seltenen Fällen ergeben die Eier normale Larven. Daß dieses Ergebnis sich mit den verschiedenen Chromosomenbeständen deckt, geht daraus hervor, daß die kranken Regionen sich entwicklungsgeschichtlich ausschließlich von den entsprechenden Vierteln des Keimes ableiten und daß die Prozentsätze der verschieden starken Schädigungen sich decken mit den nach der Wahrscheinlichkeitsrechnung zu erwartenden Proportionen (Fig. 31).

Die Annahme, daß die Chromosomen als Erbträger qualitativ verschieden sind, zieht nun eine neue Anforderung an den Mechanismus der Chromosomenreduktion nach sich. Es darf durch diese die Vollständigkeit der Erbmasse nicht gefährdet werden. Das eingehende Studium, das man, durch solche Fragestellungen besonders interessiert, den Reifeteilungen der Geschlechtszellen zugewendet hat, hat uns gelehrt, daß eine solche Beeinträchtigung tatsächlich nicht stattfindet.

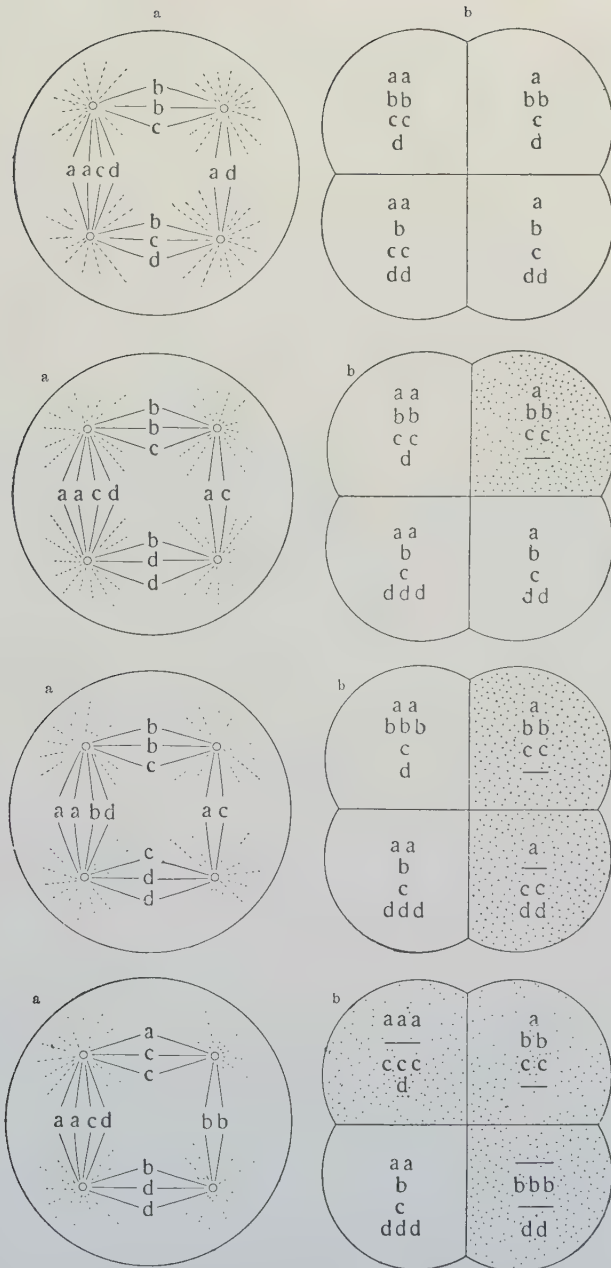


Fig. 31. Schema der Chromosomenverteilung im disperm befruchteten Seeigellei. Es sind statt 18 Chromosomen nur 4 angenommen (*a*, *b*, *c*, *d*). Die Blastomeren mit Defekten sind punktiert. Nach Boveri.

Wenn wir uns nun den Tatsachen der Chromosomenreduktion im einzelnen zuwenden und damit ein Gebiet betreten, dessen Studium große Schwierigkeiten bietet, so ist es zunächst nötig, den Zeitpunkt der Reduktion schärfer zu umschreiben. Untersuchen wir eine embryonale Geschlechtsdrüse, so lassen sich in beiden Geschlechtern leicht zwei Zellsorten unterscheiden, Zellen mit größeren, runden Kernen und geringen Mengen von Basichromatin und solche mit kleineren, meist etwas abgeplatteten oder bohnenförmigen, stark chromatischen Kernen, die eigentlichen Geschlechtszellen und die somatischen, nie zu Eiern oder Spermien werdenden Follikelzellen (Fig. 32). Diese beiden Zellarten lassen sich in vielen Fällen ent-

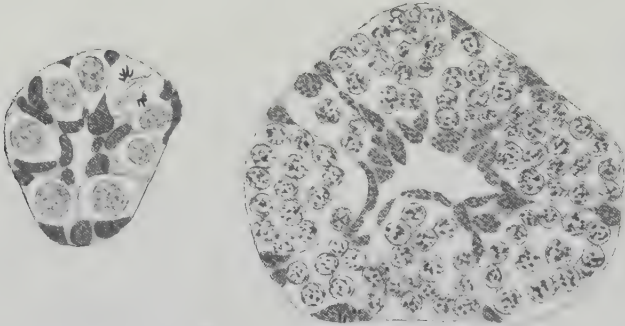


Fig. 32.

Spermatocystenbildung im Salamanderhoden. Nach Meves.

wicklungsgeschichtlich stets nebeneinander nachweisen, in anderen ist eine sekundäre Differenzierung aus einer einheitlichen Anlage anzunehmen. Die ältesten Zellen, auf die wir die Geschlechtszellen zurückführen können, nennen wir die Urkeimzellen. Ihnen wohnt die Fähigkeit inne, sich durch rasch aufeinander folgende Teilungen zu vermehren und dadurch das Heranwachsen der Geschlechtsdrüse herbeizuführen. Die Zellen dieser Vermehrungsperiode bezeichnet man im Hoden als Spermatogonien, im Ovar als Ovogonien, mit einem indifferenten Ausdruck als Gonocyten. Zu dieser Zeit kommt es im Hoden, da die Tochterzellen, Einzelzellen usw. vielfach — durch die Follikelzellen isoliert — in Nestern beisammen bleiben, zu sogenannten Spermatocysten, deren Inhalt — mehr oder weniger nahe verwandt — in der Folge die uns interessierenden Stadien synchron durchläuft.

Nach einiger Zeit aber erlahmt plötzlich die Vermehrungsfähigkeit, und statt dieser setzt eine Periode des Zellwachstums ein; diese letzten Spermato- oder Ovogonienabkömmlinge bezeichnen wir als

Spermatocyten 1. Ordnung bzw. Ovocyten 1. Ordnung. Die am Ende der Wachstumsperiode einsetzende Teilung stellt die erste Reifeteilung dar, die Tochterzellen sind die Spermato- bzw. Ovocyten 2. Ordnung. Diese wachsen nicht etwa aufs neue heran, sondern teilen sich sogleich wieder (2. Reifeteilung), ja, beide Teilungen können so rasch aufeinanderfolgen, daß keinerlei Ruhekern zwischen ihnen gebildet wird. Im Ovar haben wir nun das reife, sogleich befruchtungsfähige Ei vor uns, im Hoden eine Spermatoide, die sich erst allmählich unter mannigfachen Veränderungen zu einer reifen Samenzelle umwandelt (Fig. 33).

Im Prinzip verlaufen also die Teilungs-, Wachstums- und Vermehrungsphasen in beiden Geschlechtern ganz gleich. Während jedoch, wie nach dem Gesagten zu erwarten, aus einer Spermatoocyte 1. Ordnung 4 Spermatozoen entstehen, liefert eine Ovocyte 1. Ordnung nur ein einziges Ei.

Das wird bedingt durch die Ungleichwertigkeit der Tochterzellen bei

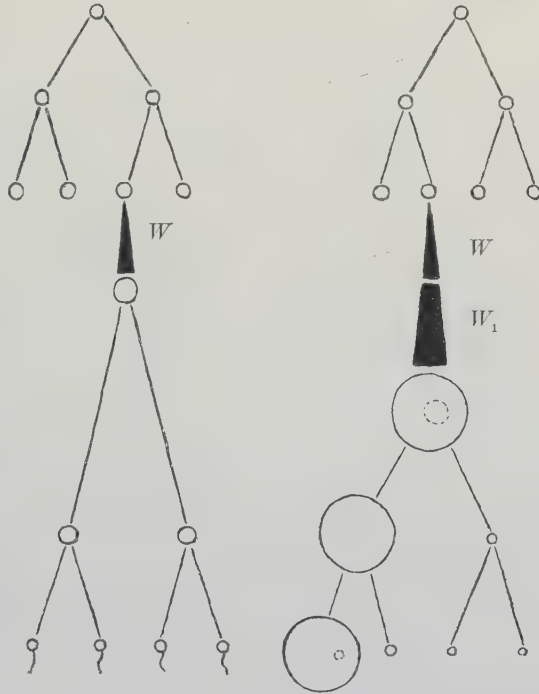


Fig. 33. Schema der Geschlechtszellphasen in Hoden und Ovar. W , W_1 = Wachstumsperiode. Original.

beiden Reifeteilungen. Die Chromosomen werden wie im Hoden geteilt, die eine Tochterzelle bekommt jedoch nur einen verschwindend kleinen Plasmaanteil mit, das Ei schnürt lediglich eine Knospe, den 1. Richtungskörper ab. Bei der zweiten Teilung wiederholt sich der Vorgang an der großen Ovocyte 2. Ordnung. Die kleine Ovocyte 2. Ordnung aber (der 1. Richtungskörper) teilt sich in gleiche Hälften oder unterläßt die Teilung als einen bedeutungslos gewordenen Schritt ganz. Die Deutung erhellt aus einer weiteren Verschiedenheit zwischen Ovogenese und Spermatogenese. Die Wachstums-

periode in ersterer ist ungleich größer. Der Organismus ist bestrebt, das Ei und damit den künftigen Embryon reich mit Reservestoffen auszustatten, was natürlich mit der Zunahme an Volumen Hand in Hand gehen muß. Eine Zerlegung der Ovocyte in vier gleiche und damit nahrungsärmere Eier aber würde das schon Erreichte wieder rückgängig machen. Der Verzicht auf die größere Zahl aber wird durch die zahlreichen zweckmäßigen Besamungseinrichtungen wieder ausgeglichen.

Vergleichen wir nun die einzelnen Teilungen bezüglich ihrer Chromosomenzahlen, so stellt sich heraus, daß in beiden Geschlechtern Vermehrungsteilungen stets die Normalzahl führen, die beiden Reifeteilungen aber die halbe. Es scheint also zunächst die Reduktion nicht durch die Teilungen selbst, sondern im Ruhekern der Spermatoocyte oder Ovocyte 1. Ordnung, etwa durch Auflösung der einen Hälfte vor sich zu gehen.

Damit werden diese Stadien in den Vordergrund des Interesses gerückt. Um sie genauer kennen zu lernen, bedienen wir uns zunächst eines sehr großzelligen Objektes, des Heuschreckenhodens (z. B. Oedipoda). Die Feststellung der Reihenfolge der einzelnen Stadien, die natürlich von besonderer Wichtigkeit bei diesen Studien ist, wird hier besonders erleichtert durch die räumliche Anordnung der Follikel. Nach der letzten Vermehrungsteilung liegen die einzelnen Chromosomen — es sind bei diesem Objekte 23 (vgl. hiezu Kap. 16) — parallel zueinander in dem sich neu entfaltenden Kern (Fig. 34). Wenn sie sich auflockern, kommen ganz ähnliche Figuren zustande wie bei der gewöhnlichen Mitose. Es entwickeln sich — anfangs noch dicht gedrängt — zarte chromatische Spiralen mit nahezu senkrecht zur Chromosomenachse stehenden Windungen. Allmählich lockern sie sich und erfüllen — immer noch parallel — gleichmäßiger den Kern. Mit der fortschreitenden Streckung finden sie aber bald nicht mehr Platz in ihm. Es kommt, nachdem die Fäden sich mit einem Ende an der Kernmembran fixiert haben, zu rechtwinkligen Abbiegungen, die dazu führen, daß schließlich das abbiegende Schleifenende an den gleichen Pol rückt, an dem das andere schon aufgehängt ist. So entsteht das für alle Geschlechtszellen dieses Stadiums charakteristische „Bukettstadium“, mit nach einer Stelle strebenden zarten Chromatinfäden, die aus einer einzigen Chromiolenreihe bestehen und je nach der Größe des Chromosoms einen mehr oder minder großen Bogen beschreiben. Solche Kerne nennen wir leptotäne (= feinfädige).

Auf einem etwas späteren Stadium hat sich der Charakter des Kerninhaltes verändert. Die Bukettschleifen sind wesentlich dicker geworden

und zeigen einen — je nach den Objekten — mehr oder minder deutlichen Längsspalt (pachytäne und diplotäne Kerne, dickfädige und doppelfädige). Zugleich erscheint die Zahl der Fäden geringer geworden, jedenfalls wird der Kernraum nicht mehr so sehr dicht ausgefüllt. Bei manchen Objekten kontrahieren sich die Schleifen vorübergehend zu einem dichten Klumpen oder Knäuel. Ein solcher Zustand wird als Synapsis bezeichnet. Das Wort wird vielfach auch



Fig. 34. Spermatocyten von *Oedipoda* I. *a—e* Entwicklung des leptotänen Bukettstadiums. *f, g* pachytänes Stadium. *h* Aufgabe der Orientierung. *i, k* Tetradenbildung. Original.

verallgemeinert für die Bukettstadien angewendet. Nach einiger Zeit löst sich die unipolare Anordnung auf. Den Kern durchziehen jetzt nach allen Seiten gebogene Schleifen, in denen der Längsspalt nun viel deutlicher zutage tritt. Die Biegungsstelle, die mit der des Bukettstadiums identisch ist, wird mit der steigenden Kondensation der Chromosomen immer ausgeprägter, die einzelnen Elemente nehmen U-Form an, die Schenkel überkreuzen sich hierbei unter Umständen, durch ein Verkleben der freien Enden kommen an manchen Elementen

Ringe zustande; bei wieder anderen scheint die Knickung zum Bruch zu führen und zwei längsgespaltene Chromosomenstäbe liegen parallel zueinander. Seltener kommt es zu Kreuzfiguren, die dann so zu erklären sind, daß die Umbiegung unterbleibt und die zwei Spalthälften an der dazu prädestinierten Stelle von oben und unten nach den Seiten ausweichen und so die Arme des Kreuzes bilden (Fig. 35).

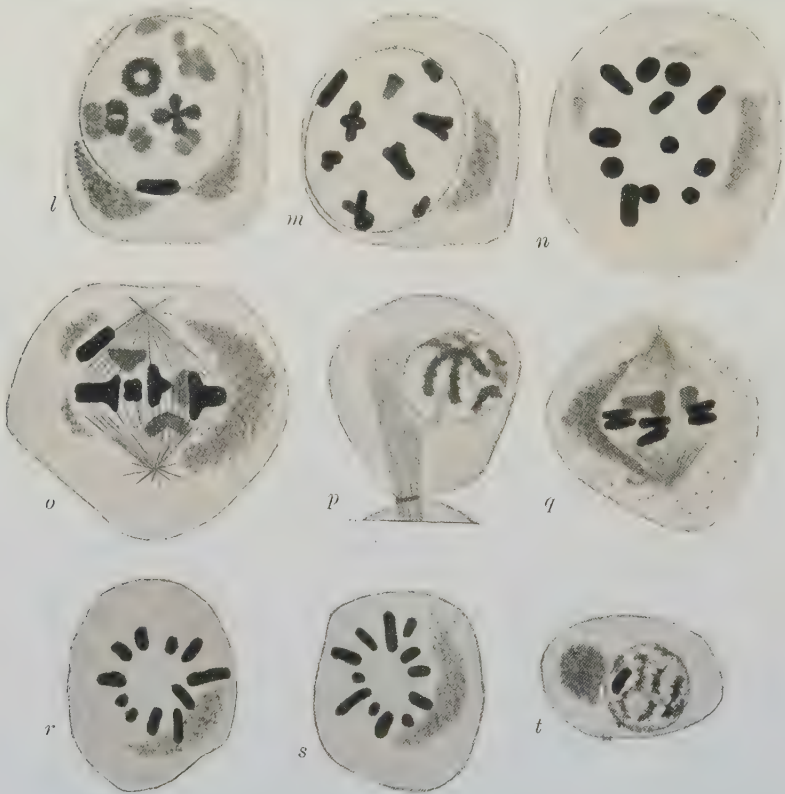


Fig. 35. Spermatocyten von *Oedipoda* II. *l, m* Verdichtung der Tetraden. *n, o* 1. Reifeteilung. *p* Spermatocyte 2. Ordnung. *q, r, s* 2. Reifeteilung. *t* Spermatide. Original.

Diese typischen Figuren, die wir Tetraden nennen, nähern sich nun immer mehr der ersten Reifeteilung. Das prägt sich in ihrer wachsenden Verdichtung und der immer glatteren Oberfläche aus. Die feinen chromatischen Ausläufer, mit denen die Tetrade, wie das normale Chromosom, mit dem Liningerüst des Kernes noch verknüpft ist, werden allmählich eingezogen. Damit schwindet dann auch der Längsspalt, die Öffnung der Ringe oder die letzte Andeutung eines

Umklappens. Die wachsende Tätigkeit der Zelle ist bereits mit der Auflockerung des Bukettstadiums beendet gewesen. Kern und Plasma haben ungefähr in gleichem Grade daran teilgenommen. Die Zelle ist bereit, in die erste Teilung einzutreten.

Es erhebt sich nun die Frage, wie die beobachteten Vorgänge im Kern mit der Herabsetzung der Chromosomenzahl in der ersten Reifeteilung in Zusammenhang zu bringen sind. Die Möglichkeit, daß die Hälfte der Chromosomen im Kern aufgelöst wurde, scheidet nun aus. Vielmehr geht deutlich aus der Genese und Struktur der Tetraden hervor, daß diese tatsächlich Doppelchromosomen darstellen, daß also die Reduktion vor der Teilung nur eine scheinbare ist (Pseudoreduktion). Darüber ist völlige Einstimmigkeit vorhanden.

Nicht ist dies aber der Fall bezüglich der Frage, wie sich nun je zwei Chromosomen zu einer bivalenten Tetrade zusammentun, oder mit anderen Worten, wie in dieser die Chromosomengrenze zu legen ist. Die entscheidenden Stadien hierfür sind die der Entstehung des Buketts. Werden, wie wir es geschildert haben, beide Schenkel einer leptotänen Schleife aus einem Chromosom, so wird die Pseudoreduktion durch das parallele Zusammenlegen je zweier Schleifen herbeigeführt und der Längsspalt im diplotänen Bukett trägt seinen Namen mit Unrecht und stellt tatsächlich die Chromosomengrenze dar. Das Sichvereinen ganzer Chromosomen in den Geschlechtszellen bezeichnet man als Konjugation und die vorgetragene Auffassung im speziellen als Längs- oder Parallelkonjugation.

Eine andere Möglichkeit aber ist die, daß schon die leptotänen Schleifen zweiwertig sind und der Längsspalt wirklich ein solcher ist. Dann würde die Chromosomengrenze notwendig in der Mitte der Schleife, dort, wo sie umbiegt, liegen und wir würden von einer Konjugation mit den Enden (end to end der amerikanischen Autoren) reden müssen.

Man hat die beiden Vorgänge auch als Parasyndese und Metasyndese bezeichnet. Welche von beiden Auffassungen die richtige ist, ist gegenwärtig kaum ganz zu entscheiden. Die größere Anhängerzahl, besonders auch unter den Botanikern, besitzt die erstere. Auch sprechen wichtige Gründe für sie. Der einfachste Beweis dafür wäre natürlich, wenn sich im leptotänen Bukettstadium so viele Bögen zählen ließen, als Chromosomen in den Spermato gonien sich finden, im diplotänen halb soviel. Das ist nun mit Sicherheit bis jetzt kaum nachgewiesen, aber durch Schätzung doch mehrfach wahrscheinlich gemacht. Die leptotänen Kerne sind stets

dichter gefüllt als die diplotänen, was nach der Metasyndese und Längsspaltung gerade umgekehrt sein müßte. Wenn wir weiter die Herausbildung der leptotänen Fäden aus den Spermatogonienchromosomen genau studieren, so ergibt sich, daß eine halbe Bogenlänge der gestreckten Fäden unmöglich das ganze chromatische Material enthalten kann, das sich vielfach hin und her gewunden aus jedem Chromosom entfaltet. Dafür spricht auch das allmähliche Herumwandern des einen Endes zum Aufhängepol bei unserem Objekt. Für eine Längskonjugation ist auch die Tatsache anzuführen, daß sich vielfach Stadien allmählicher Annäherung der Fäden finden, ja sogar Fälle, in denen am Aufhängepol ein Stück weit die Fäden sich berühren, also ein „Längsspalt“ vorhanden ist, im mittleren Teil aber noch weit voneinander entfernt sind.

Die Untersuchung des Reduktionsproblems ist bisher von der vorgefaßten Meinung ausgegangen, daß die Kernzustände, die sich hier finden, prinzipiell verschieden sind von denen der somatischen Mitose. Erst die letzten Jahre haben nun diese wieder mehr in den Vordergrund des Interesses geschoben und Einzelheiten im Verhalten der Chromosomen zutage gefördert, die notwendig auch neue Gesichtspunkte für das Konjugationsproblem im Gefolge haben. Die Annahme eines Längsspalt als einer frühen Teilungsvorbereitung findet in den somatischen Teilungen, wie wir gesehen, eine Stütze. Aber auch die Möglichkeit einer Entstehung dieses Längsspalt durch das allmähliche Sichaufsuchen zweier zarter Fäden haben wir dort schon verwirklicht gesehen. Dort war es die Folge einer sehr frühen Chromosomenlängsspaltung und völligen Trennung beider Hälften. Es muß also in der Folge besonders genau untersucht werden, ob eine oder zwei Spiralen sich aus jedem Spermatogonienchromosom in der jugendlichen Gonocyte entfalten. Ersteres ist neuerdings mit großer Deutlichkeit für Wanzen nachgewiesen worden. Eventuell könnten so die Vorgänge der Längskonjugation zwar richtig beobachtet sein, die Deutung als Längsspaltung aber doch die richtige sein.

Auf einen theoretischen Vorzug der Parasyndese sei noch aufmerksam gemacht. Sie bietet die Möglichkeit partiellen Substanztausches zwischen beiden Chromosomen, zumal in Fällen, wo eine zopfartige Umschlingung und stellenweise Verlötung beider zu beobachten ist, eines Mechanismus, der geeignet erscheint, eine in der Folge auftauchende Schwierigkeit zu beheben.

Wie dem auch sei, jedenfalls werden in den Ruhekernen bivalente Elemente gebildet, sei es, daß sie nun nach der Formel

$\frac{a}{a} \parallel \frac{b}{b}$ oder $\frac{a}{b} \parallel \frac{a}{b}$ gebaut sind, und in einer der beiden Teilungen, die diese Elemente durchmachen, werden ganze Chromosomen voneinander getrennt und auf zwei verschiedene Eier oder Samenzellen verlagert. Im allgemeinen nimmt man an, daß die erste die Reduktionsteilung ist, die zweite eine einfache Äquationsteilung. Die einzelnen Autoren gehen aber in ihren Anschauungen weit auseinander. Zur



Fig. 36. Die Reifeteilungen bei *Amphiuma*. Nach Mc Gregor.

Beantwortung ist natürlich notwendig, die durch den angenommenen Konjugationsmodus bestimmte Chromosomengrenze auch in der definitiven Tetrade noch erkennen zu können. Vielfach wird aber die innere Struktur derselben völlig unsichtbar, da sie sich zu einem homogenen Körper verdichtet und obendrein Kugelgestalt annimmt oder sich ihr stark nähert. Leichter ist dies, wo bis in die Teilung hinein charakteristische Formen beibehalten werden, wie bei den Copepoden oder den Urodelen (Fig. 36).

Wie ist aber durch den Mechanismus, den wir nun kennen, gewährleistet, daß die Erbmasse des Eies oder der Samenzelle nicht

durch die Eliminationen beeinträchtigt wird? Eine einfache Überlegung zeigt uns hier einen Weg. Die Hälfte der Chromosomen eines Organismus stammt vom Vater, die andere von der Mutter. Eine ganze Anzahl von Tatsachen zeigt uns nun, daß diese halbe Zahl allein schon genügt, um einen dem Vater bzw. der Mutter ebenbürtigen Organismus zu erzielen, daß also die Erbmasse schon in der reduzierten Zahl eine komplette ist. Die physiologische Parthenogenese (vgl. Kapitel 13) lehrt uns, daß hierbei vielfach unbefruchtete Eier, die eine normale Reifung durchgemacht haben, als Ausgangspunkt vorliegen. Willkürlich können wir das gleiche im Experiment erzielen (Kap. 15). Für das Spermium aber läßt sich das gleiche nachweisen. Ein kernloses Bruchstück eines Eies kann besamt werden und sich normal entwickeln.

Der aus einem befruchteten Ei entstandene Organismus besitzt also eine doppelte Garnitur von Chromosomen. In Fällen, wo deren Größen sehr verschiedene sind, kann man dies in den Äquatorialplatten sogar morphologisch nachweisen. Von jeder Größe finden sich zwei Stück. Es ist nun nur die Annahme nötig, daß die Chromosomenpaarung in den Geschlechtszellen eine solche von je zwei homologen Individuen darstellt. Auch dies läßt sich morphologisch kontrollieren. Die Tetraden sind bei Formen, die starke Größendifferenzen besitzen, ebenfalls entsprechend verschieden groß, lassen sich aber nicht mehr zu Paaren ordnen, sondern sind, wie wir sahen, entsprechend den gleichgroßen Komponenten, symmetrisch gebaut. Einen weiteren schlagenden Beweis bringt das Studium von Bastarden, deren Eltern verschiedengroße Chromosomen besitzen. Man findet dann bei der Konjugation je ein großes und ein kleines vereint, nie aber zwei gleichgroße, selbst wenn die Anzahl von einem Elter her größer ist. Solche überschüssige Chromosomen bleiben dann vielmehr ledig. Nicht minder entscheidend sind Tatsachen, die wir gelegentlich der Heterochromosomen werden kennen lernen (Kap. 16).

Die Orientierung der Tetrade in der Äquatorialplatte aber ist dem Zufall anheimgegeben. In den Geschlechtsprodukten werden so wechselnd viele väterliche und mütterliche Erbträger das komplette Sortiment zusammensetzen.

Man kann sich vorstellen, daß durch diese Tatsachen das Gesetz von der Reinheit der Gameten eines Bastards bedingt ist. Kreuzen wir zwei Varietäten einer Pflanze mit roten bzw. weißen Blüten und stellen uns als Träger der Farbe ein Chromosom vor, so wird das Wesen des Bastards darin bestehen, daß er neben lauter homologen

Paaren ein ungleiches besitzt. Worauf es beruht, daß nun in der ersten Bastardgeneration in einem Fall das eine Chromosom das andere in seiner Wirksamkeit ausschaltet, d. h. eine Farbe über die andere dominiert, im anderen aber beide sich durchsetzen und eine Mischfarbe erzeugen, wissen wir nicht. Da aber beide Chromosomen bei der Geschlechtszellbildung konjugieren müssen und so notwendig auf verschiedene Gameten verteilt werden, sind diese bezüglich des Farbcharakters rein. Die Hälfte Spermien und Eier werden Rot, die anderen Weiß enthalten. Züchten wir die erste Generation, die solche Geschlechtsprodukte erzeugt, unter sich weiter, so ist klar, daß viererlei Farbkombinationen zustande kommen werden; schematisch gesprochen, werden weiße Spermien mit weißen Eiern, weiße Spermien mit roten Eiern, rote Spermien mit weißen Eiern, rote Spermien mit roten Eiern in gleichen Prozentsätzen zusammentreffen.

Mit anderen Worten, $\frac{2}{4}$ der Nachkommen verlieren den Bastardcharakter ganz, denn $\frac{1}{4}$ bleibt für immer rot, eines weiß, $\frac{2}{4}$ stellen Mischlinge dar, die gleiches Aussehen besitzen, da es im allgemeinen gleichgültig ist, welches der väterliche oder mütterliche Anteil am Bastard ist. Diese $\frac{2}{4}$ werden daher in der Folge bei weiterer Inzucht wieder spalten, wie man sich ausdrückt, d. h. sie werden Nachkommen erzeugen, die in ihrem Chromosomenbestand homozygot sind, und solche, die heterozygot sind.

So sind wir auf rein morphologischen Wegen zu den Tatsachen der Mendelspaltungen gelangt, die man schon lange vor den sie erst völlig erklärenden Chromosomenmechanismen durch Züchtungsexperimente kennen gelernt hat. Sie sind eine hervorragende Stütze für unsere Überzeugung, daß auf irgendeine Weise in den Reifeteilungen paarweise zusammengehörige Eigenschaftsträger getrennt werden.

Solche Überlegungen führen uns dazu, die Tetradenbildung als eine äußerst sinnreiche Sicherheitseinrichtung anzusehen, und zu verstehen, warum die Natur nicht den einfacheren Weg einschlägt, in einer gewöhnlichen Mitose die Chromosomen ungespalten zur Hälfte nach dem einen, zur Hälfte nach dem anderen Pol wandern zu lassen. Vorübergehend wurde ein solches Verhalten als Primärtypus der Reduktion bei vereinzelt Objekten angenommen, die Angaben haben sich aber nicht bestätigt. Möglich ist jedoch vielleicht, daß gelegentlich die Phase der Pseudoreduktion eine kurze ist und die Partner sich wieder voneinander trennen. Eine Schwierigkeit, die die Anwendung der Mendelforschung auf die Chromosomenlehre mit sich bringt, dürfen

wir nicht unerwähnt lassen. Die Zahl der selbständig mendelnden Eigenschaften eines Tieres ist stets viel größer als die seiner Chromosomen. Viele dieser „Elementareigenschaften“ müssen also von einem Chromosom repräsentiert werden. Nach unserer bisherigen Darstellung würden sie aber dann auch in Gruppen vereint in die Erscheinung treten müssen. Da dies aber in diesem Maße keineswegs der Fall ist, sind wir zu der Annahme gezwungen, einen variablen Austausch der homologen Träger der Elementareigenschaften im väterlichen und mütterlichen Chromosom anzunehmen, die so in allen möglichen Kombinationen in die Spermien und Eier gelangen können. Ein solcher Vorgang könnte ohne Schwierigkeit bei einer Längskonjugation in die Stadien des pachytänen und diplotänen Kernes verlegt werden. Daß die Chromosomen Sammelgebilde von elementarerem Teilchen sind, deren Zahl keinerlei Bedeutung hat, geht schon aus der Tatsache hervor, daß die sich wenig unterscheidenden Varietäten einer Art oft ganz verschiedene Zahlen besitzen (z. B. *Cyclops viridis* typ. 12, var. *americanus* 10, var. *parvus* 6, var. *brevispinosus* 4). Weiterhin können wir bei *Ascaris* mitansehen, wie vier Chromosomen für immer in viele kleine zerfallen. Als Einheiten kämen dann wohl die in den diplotänen Bukettstadien sich so genau einander gegenüberlegenden Chromiolen in Betracht.

Beim Studium der Eireifung werden wir noch in einigen Punkten unsere Kenntnis vom Bau der Tetrade und ihrem Verhalten in den beiden Reifeteilungen zu vervollständigen Gelegenheit haben.

Hier seien noch die Strukturen im Plasma der männlichen Geschlechtszellen bis zum Beginn der Spermienbildung besprochen. Dieses ist durch eine besonders starke Entfaltung der Mitochondrien ausgezeichnet, die wir schon gelegentlich der allgemeinen Besprechung des Plasmas erwähnten. In einer Anzahl von Fällen sind dieselben im Plasma der Spermatogonien und Ovogonien schon nachweisbar; und es ist in hohem Grade wahrscheinlich, daß sie stets vorhanden sind. Als Körnchen oder Fäden (Chondriosomen oder Chondriokonten) liegen sie unregelmäßig im Plasma zerstreut. Bei den Heuschrecken ist die erstere Form die gewohnte. In den Spermatocyten und Ovocyten vermehren sie sich reichlich und konzentrieren sich im Plasma zunächst dem Orientierungspol der Bukettschleifen; hier ist die Plasmaansammlung der Zelle stets am größten. Als eine mächtige, dicht an den Kern anschließende Masse kann dort der Mitochondrialapparat zusammengeballt sein und so ein Cytozentrum verbergen, das in seiner Mitte vielfach gefunden wurde (Fig. 34).

Dieser Befund ist von Bedeutung, da durch ihn die ganze eigentümliche Orientierung im Kerne eine Erklärung findet. Wir haben eine Anzahl Beobachtungen, die es nahelegen, daß ein Zentriol durch die Kernmembran hindurch das Kernretikulum beeinflussen kann. Zudem entstehen in abnormen Fällen, wenn die Zentriole sich verfrüht teilen und auseinander rücken, zwei entsprechend gelegene Aufhängepunkte für die Kernschleifen. Auf die Aktivität des Zentriols wird es ferner zurückzuführen sein, daß die Mitochondrien sich ebendort ansammeln. Schon bei der Periplastbildung sind uns ähnliche Äußerungen begegnet.

Zu dieser Auffassung paßt es sehr gut, daß mit dem Ende des Bukettstadiums auch eine erneute Verteilung der Mitochondrien im Plasma einsetzt. Die Tätigkeit des Zentriols scheint also vorübergehend zu erlahmen. Bei Oedipoda und vielen anderen Heuschrecken ist die Verteilung

nun keine gleichmäßige mehr, sondern die Mitochondrien ballen sich zu einigen unregelmäßigen Klumpen zusammen, die dem Kern anliegen. In anderen Objekten durchsetzen sie allseitig das Plasma. Zur Zeit der 1. Reifeteilung tun sie dies scheinbar auf einem gewissen Stadium stets. Die Spindelfigur bleibt dann völlig frei von ihnen; in der Telophase jedoch sammeln sie sich zu einem dichten Mantel um die Verbindungsfasern, vielfach zu Fädchen verschmelzend,

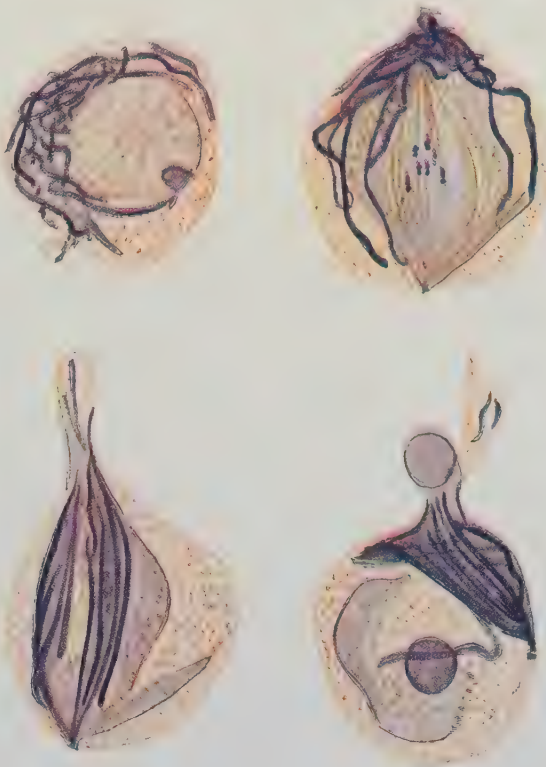


Fig. 37. Spermatozytenteilungen der Honigbiene.
Mit Bendascher Färbung tingierte Mitochondrien.
Nach Meves.

und machen dessen Einschnürung in der Mitte mit durch. Auf solche Weise werden sie in innigem Kontakt mit dem Spindelrestkörper auf beide Tochterzellen in annähernd gleicher Weise verteilt. In der 2. Reifeteilung wiederholt sich der Prozeß.

Wie die Gestalt der Mitochondrien eine sehr wechselnde ist, so ist es auch ihr Verhalten bei der Mitose. Die Genauigkeit kann einen sehr hohen Grad erreichen, indem sich zum Beispiel bei den Amphibien (*Geotriton*) gedrungene Stäbe parallel zueinander in der Ebene der Zelldurchschnürung einstellen und quergeteilt werden. Man kann also von einer annähernden quantitativen Reduktion dieser Substanz in den Reifeteilungen des Hodens — nicht aber, wie wir später sehen werden, im Ovar — reden.

Einen etwas anderen Typus finden wir bei vielen Wanzen (z. B. *Lygaeus*). Die staubförmigen Mitochondrien umgeben wie ein Mantel die Spindel und teilen sich in zwei die Tochterplatten einschließende Zonen, ohne mit den Spindelfasern engere Beziehungen eingegangen zu haben. Andere Hemipteren haben wieder sehr lange Fäden (*Chondriokonten*) in ihren Spermatozyten, die die ganze Zelle durchziehen, ähnlich denen des Bienenhodens (Fig. 37), die wir später (Kap. 14) noch zu besprechen haben.

In der Folge werden wir bei der Samenbildung, im Plasma des wachsenden Eies, bei der Befruchtung und im zweiten Teil des Praktikums auch in vielen Gewebszellen den Mitochondrien begegnen und Gelegenheit haben, ihre mannigfachen Leistungen und die Hypothesen, die an sie geknüpft wurden, zu besprechen. An dieser Stelle sei nur mitgeteilt, daß man durch die zeitweise einseitige Ballung der Mitochondrien an der Stelle, nach der die Chromosomenschleifen im Bukettstadium konvergieren, dazu geführt wurde, die Substanz als ausgetretenes Kernchromatin (= Chromidium) zu deuten. Das scheint in dieser allgemeinen Fassung nicht richtig zu sein. Jedenfalls sind die Mitochondrien, oft schon sehr wohl entfaltet, auch in den Spermatogonien zu finden.

MATERIAL UND TECHNIK

Aceridier, Gryllus, Salamandra, Paludina, Lygaeus.

Zum Studium der Bukettstadien, Tetraden und Teilungen sind vor allem gute Eisenhämatoxylinpräparate nötig. Auch Ausstriche sind von Wert, besonders wenn es sich um Chromosomenzählungen handelt. In erster Linie benutzen wir die sehr großzelligen Heu-

schrecken, am besten Acridier wie *Oedipoda*, *Psophus*, *Acridium*, *Tryxalis* und andere. Locustiden besitzen meist etwas kleinere Zellen, sind aber immer noch ein günstiges Objekt.¹ Die Tiere müssen im Hochsommer gefangen werden. In zu spät eingelegtem Material ist die Samenbildungszone sehr schwach entwickelt und der Hoden fast nur mit Spermien und Spermatiden erfüllt. Das gleiche gilt für Hemipteren. Die Gryllen, die man als Ersatz oder zum Vergleich benutzen kann, müssen möglichst früh im Sommer eingelegt werden. Weitere Objekte lernen wir gelegentlich der Spermienbildung und des Eiwachstums kennen. Man suche auch bei diesen die entsprechenden Stadien auf, um sich im Definieren der einzelnen Kernzustände zu üben.

Der *Salamandra maculosa*-Hoden muß, um Reifeteilungen und deren Vorstadien aufzuweisen, im Juli und August fixiert werden (Sublimat-Eisessig, Flemming, Carnoy). Auch dann ist ein Teil des Hodens mit reifen Spermien erfüllt. Dieser zerfällt in mehrere Abschnitte (Fig. 38). In dem kopfwärts laufenden Zipfel liegen die jüngsten, noch nicht in Zellnester vereinten Spermatogonien, die breiteren $\frac{2}{3}$ dieses (grauen) etwa rettichförmigen Abschnittes enthalten Reifeteilungen. Die anschließenden (weißen) Abschnitte (einer oder zwei) führen Spermien. Als Färbung ist Delafieldsches Hämatoxylin oder Heidenhainsches Eisenhämatoxylin zu wählen.

Die Mitochondrien sind vielfach schon in Präparaten, die mit den gewöhnlichen Methoden fixiert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, zu sehen; besonders wenn Osmiumsäure verwendet wird. Essigsäure, zumal in größeren Mengen, ist der Konservierung ungünstig. Benda und Meves haben jedoch eine besondere Methode ausgearbeitet, die es gestattet, die Mitochondrien bis zu einem gewissen Grade selektiv zu färben. Ihre Vorschrift lautet folgendermaßen: Die Objekte müssen hierzu in starkem Flemmingschen Gemisch 8 Tage lang fixiert werden. Man verringert jedoch in ihm den Essigsäuregehalt um die Hälfte (also: 15 Vol. 1 proz. Chromsäure, 4 Vol. 2 proz. Osmiumsäure, 3 Tropfen Eisessig). Die Stücke müssen, da die Osmiumsäure ja sehr langsam eindringt, sehr klein sein; lockere Gewebe dürfen 2—3 mm dick sein, dichte müssen notwendig kleiner sein

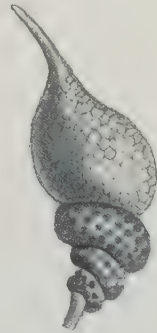


Fig. 38.
Salamander-
hoden.
Nach Meves.

1) Nicht selten findet man exotische Formen in Gewächshäusern eingeschleppt und so das ganze Jahr benutzbar.

oder sind nur in den oberflächlichen Schichten genügend fixiert. Nach einstündiger Wässerung kommen die Objekte für 24 Stunden in ein Gemisch von *Acetum pyrolignosum rectificatum* und *Solutio acid. chromic.* (1:100). Hierauf für 24 Stunden in eine 2proz. Sol. Kal. bichromic., der sich eine vierundzwanzigstündige Wässerung anzuschließen hat. Nun schreitet man zur Entwässerung durch die Alkoholreihe und zur Paraffineinbettung. Man bewahre hierin und nicht im Alkohol die Gewebe auf.

Die vom Paraffin befreiten Schnitte werden in Wasser und von da für 24 Stunden in eine 4proz. Eisenalaunlösung gebracht. Hierauf spült man in destilliertem Wasser ab, und überträgt für 24 Stunden in eine Lösung von sulfalizarinsaurem Natron (Kahlbaum), die man herstellt, indem man 1 ccm gesättigte, alkoholische Lösung mit 80—100 ccm destilliertem Wasser mengt. Dann wird mit Fließpapier abgetrocknet und mit einem Kristallviolettgemisch gefärbt. Dieses besteht aus 50 Teilen Wasser und 50 Teilen von folgendem Gemisch: 1 Vol. kalt in 70 % Alkohol gesättigter Kristallviolettlösung, 1 Vol. Salzsäurealkohol (Salzsäure 1, Alkohol 70, Wasser 30) und 2 Vol. Anilinwasser. Am besten bereitet man die Farbe jedesmal frisch.

Diese Lösung wird über dem Präparat erwärmt, bis sie dampft und dann 5 Minuten abgekühlt. Das Präparat wird in Wasser abgespült, 1—2 Minuten in 30proz. Essigsäure gebracht bis die Kerne rötlich werden, wieder gewässert, mit Fließpapier getrocknet, einen Augenblick in absoluten Alkohol gesteckt und dann sogleich in Bergamottöl überführt. Dieses wird durch Xylol entfernt und das Präparat in Kanadabalsam eingeschlossen.

Ist die komplizierte Färbung gelungen, so sind die Kerne braunrot, das Plasma hellbraun, die Mitochondrien aber scharf begrenzt und intensiv violett.

Ein vorzügliches Objekt stellt ferner der Paludinahoden auf Schnitten und Ausstrichen dar. Im Hochsommer finden sich in ihm alle Samenbildungsstadien. Man benutze die Ausstriche des Hodens auch dazu, um simultane Färbungen zu versuchen. Eine solche ist das Schneidersche Essigsäurekarmin. In 45proz. kochender Essigsäure wird Karmin bis zur Sättigung gelöst und hierauf filtriert. Die Lösung fixiert und färbt momentan. Die Farbe ist aber nicht haltbar. Sie leistet gute Dienste zur raschen Orientierung und bei Chromosomenzählungen.

Vorzuziehen ist die Salkindsche simultane Polychromfärbung. Man bringt den frischen Ausstrich in die Farblösung, die sich folgendermaßen zusammensetzt: Gesättigte Lösung von Toluidinblau

in destilliertem Wasser + 3proz. Formol 12 Volumteile, 90proz. Alkohol 8 Teile, Aceton 4 Teile, gesättigte Lösung von Naphtholgelb in 90% Alkohol 2 Teile, gesättigte Lösung von Erythrosin pur. in 90proz. Alkohol 3 Teile, dazu 5—10 Volumteile destilliertes Wasser. Enthält die dunkelblaue Lösung einen Niederschlag, so filtriere man sie noch. Färbungsdauer einige Minuten, Überfärbung tritt nicht ein. Übertragung sogleich in absoluten Alkohol, Xylol usw. Schnitte von beliebiger Fixation geben oft sehr verschiedenfarbige Bilder (Knorpel violett, Chromatin blau, Blut grün, Keratin, Chitin gelb, Muskeln orange, acidophile Granula rot).

Literatur

(Vgl. auch Literatur zu Kapitel 11)

- Berghs, J.** *La formation des chromosomes hétérotypiques dans la sporogénèse végétale* 1—4. (*Allium, Lilium, Convallaria, Drosera* usw.) *La Cellule*. T. 21, 22, 1904, 05.
- Bonnevie, K.** *Chromosomenstudien II. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter*. *Arch. f. Zellforschung*. Bd. 2. 1908.
- Boveri, Th.** *Zellenstudien. VI. Die Entwicklung dispermer Seeigel-Eier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kernes*. Jena 1907.
- Brunelli, G.** *Contributo alla conoscenza della spermatogenesi negli Ortoteri*. *Atti R. Acad. Lincei*. vol. 16. 1907.
- Buchner, P.** *Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Oogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion*. *Arch. f. Zellforschung*. Bd. 3. 1909.
- — *Von den Beziehungen zwischen Zentriol und Bukettstadium*. *Arch. f. Zellforschung*. Bd. 5. 1910.
- Davis, H. S.** *Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae*. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* vol. 53. 1908.
- Duesberg, J.** *Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen*. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 71. 1907.
- — *Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales*. *Arch. f. Zellforschung*. Bd. 6. 1910.
- Eisen, G.** *The spermatogenesis of Batrachoseps*. *Journ. Morph.* vol. 17. 1900.
- Fick, R.** *Vererbungsfragen, Reduktions- und Chromosomenhypothesen, Bastardregeln*. *Ergeb. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 16. 1906.
- Goldschmidt, R.** *Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung von Dicrocoelium lanceatum*. *Arch. f. Zellforschung*. Bd. 1. 1908.
- Grégoire, V.** *Les résultats acquis sur les Cinèses de maturation dans les deux règnes I. II. Revue critique de la littérature*. *La Cellule*. vol. 22. 1905, vol. 26. 1910.
- Gross, J.** *Die Spermatogenese von Syromastes marginatus L.* *Zool. Jahrb. Abt. Anat.* Bd. 20. 1904.
- Häcker, V.** *Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger*. *Ergeb. u. Fortschritte d. Zool.* Bd. 1. 1907.
- Heider, K.** *Vererbung und Chromosomen*. Jena 1906.

- Hertwig, O. *Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden*. Arch. mikr. Anat. Bd. 36. 1890.
- Janssens, F. A. *La théorie de la Chiasmotypie*. La Cellule. T. 25. 1900.
- Marcus, H. *Ei- und Samenreife bei Ascaris canis*. Arch. mikr. Anat. Bd. 68. 1906.
- Mendel, Gr. *Versuche über Pflanzenghybriden*. Herausgeg. v. E. Tschermak. Leipzig 1901.
- Meves, Fr. *Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa*. Arch. mikr. Anat. Bd. 48. 1896.
- — *Über den von La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen*. Arch. mikr. Anat. Bd. 56. 1900.
- Montgomery, Th. *A Study of the germ cells of Metazoa*. Trans. Amer. Phil. Soc. vol. 20. 1901.
- Morgan, T. H. *The assumed purity of the germ cells in Mendelian results*. Science. N. S. vol. 22. 1905.
- Moenkhaus, W. J. *The development of the hybrids between Fundulus heteroclitus and Menidia notata with especial reference to the behavior of the maternal and paternal chromatin*. Amer. J. Anatom. vol. 3. 1904.
- Otte, H. *Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima*. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 24. 1907.
- Rosenberg, O. *Über die Individualität der Chromosomen im Pflanzenreich*. Flora. Bd. 93. 1904.
- — *Cytologische und morphologische Studien an Drosera longifolia × rotundifolia*. K. Svenska Vetenskapsakad. Handl. Bd. 43. Nr. 11. 1909.
- Schreiner, A. u. K. E. *Neue Studien über Chromatinreifung der Geschlechtszellen I. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Tomopteris onisciformis*. Arch. Biol. vol. 22. 1906. *II. Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa, Spinax niger und Myxine glutinosa*. Arch. Biol. vol. 22. 1906 (und andere wertvolle Arbeiten).
- Sinety, de, R. *Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes*. La Cellule. Bd. 19. 1901.
- Strassburger, E. *Die stofflichen Grundlagen der Vererbung im organischen Reich*. Jena 1905.
- Sutton, W. S. *The chromosomes in heredity*. Biol. Bull. vol. 4. 1909.
- — *On the morphology of the chromosome group in Brachystola magna*. Biol. Bull. vol. 4. 1902.
- Terni, T. *Condriosomi, idioxoma e formazioni periidioxomiche nella spermatogenesi degli Anfibi (Ricerche sul Geotriton fuscus)*. Arch. f. Zellforschung. Bd. 12. 1914.
- Veydovsky, F. *Neue Untersuchungen über Reifung und Befruchtung*. Böhm. Ges. d. Wissensch. Prag 1907.
- — *Zum Problem der Vererbungsträger*. Prag 1911.
- Weismann, A. *Über die Vererbung*. Jena 1883.
- — *Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung*. Jena 1885.
- Wilson, E. B. *Studies VIII. Observation on the maturation Phenomena in certain Hemiptera*. Journ. of exp. Zool. vol. 13. 1912.
- Winiwarter, v. H. *Recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des Mammifères. (Lapin et Homme)*. Arch. d. Biol. vol. 17. 1900.

5. Kapitel

Bau und Entwicklung typischer Spermien

Man hat sich daran gewöhnt, die tierischen Spermien in typische und atypische Formen zu teilen; diese Gliederung hat aber lediglich eine praktische Bedeutung, tatsächlich werden solche vom gewohnten flagellatenartigen Bau durch zahlreiche Übergänge mit unter Umständen die merkwürdigste Gestalt besitzenden Samenzellen verknüpft. Ja, es besitzen letztere meist alle charakteristische Zellbestandteile des Flagellospermiums, nur sind diese in ihrem Entfaltungsgrad gegeneinander in der mannigfachsten Weise verschoben. Daraus erhellt schon die außerordentliche Variabilität der Form und der Genese, die uns hier wie sonst bei keiner Zellsorte entgegentritt.

An dieser Stelle kann es sich nur darum handeln, Typen herauszugreifen, die die verschiedenen Entwicklungsmöglichkeiten andeuten. Aus unseren vorangehenden Erfahrungen über die Zellbestandteile der Spermatozyte 2. Ordnung können wir entnehmen, welche Bildungsmaterialien dem künftigen Spermium zur Verfügung stehen. In die embryonale Samenzelle, die Spermatide, ging ein: Der Kern mit der reduzierten Chromosomenzahl, das Teilungsorgan, unter Umständen umgeben von einer sekundären Hüllbildung, die wir als Idiozom bezeichnen, die Reste der Verbindungsfasern von der letzten Mitose, die Mitochondrien und das alles zu einer runden Zelle vereinigende Protoplasma. Dem steht als Schema eines fertigen Spermiums gegenüber: eine sehr lange Zelle mit einem terminalen Gebilde, das die verschiedenste Gestalt (Bläschen, Stäbchen, Knöpfchen, Hacken usw.) besitzen kann, dem Spitzenstück, Akrosom oder Perforatorium genannt, einem daran anschließenden langen oder gedrungenen chromatischen Abschnitt, dem Kopf des Spermiums und endlich dem Schwanz, den wir in drei Teile, das meist kleine Verbindungsstück, das Hauptstück und Endstück teilen können. Dabei kann die Komplikation sich noch bedeutend durch spezifische Einzelheiten steigern. Uns erstet daraus die Aufgabe, die verbindenden morphogenetischen Bahnen darzutun, die diese beiden so verschiedenartigen Zellen verknüpfen. Die Mittel, die wir hierbei ver-

wendet finden, sind einfache Formveränderungen, die aus der gegenseitigen Beeinflussung der einzelnen Zellkomponenten resultieren, partielle tiefgreifende, chemische Metamorphosen, wohl auch zum Teil nur einfache Kondensationen, Wachstums- und Teilungserscheinungen der Zentriole, begleitet von Desmosen- und Geißelbildungen, Wanderungen einzelner Zellkomponenten, die die Folge abstoßender und

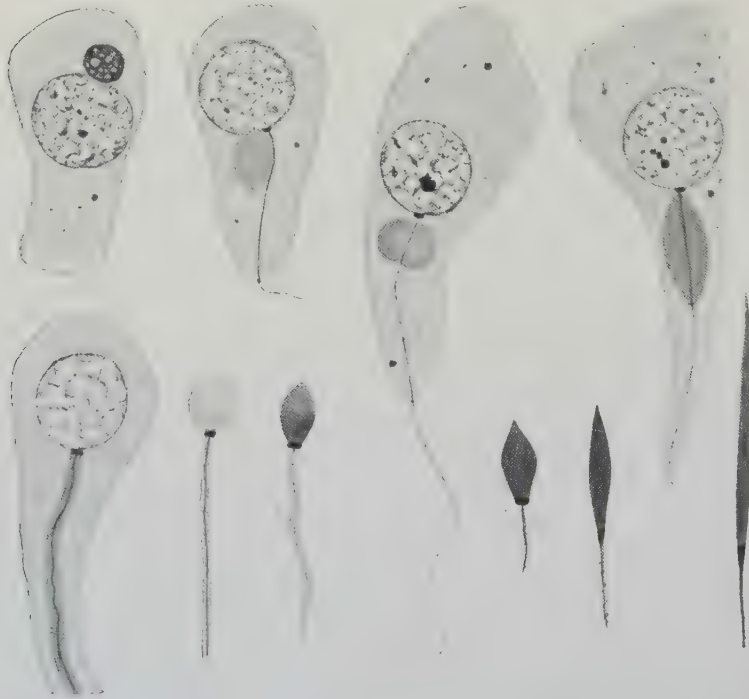


Fig. 39. Entwicklung des Spermatozoons von *Oedipoda*. Original.

anziehender Kräfte sind, und endlich Abstreifungen plasmatischer Materialien.

Als ein sehr einfaches Beispiel sei zunächst die Genese der Heuschreckenspermien gewählt; die der Akridier zeigen einen sehr einheitlichen Charakter, bei den Locustiden werden wir sie etwas komplizierter finden. Die Chromosomen rekonstruieren hier wie fast stets in der Spermatide einen normalen Kern. Die Mitochondrien sind durch die Art, wie sie bei der Teilung in den Bereich der Verbindungfasern kamen, konzentriert worden und kugeln sich nun völlig ab (Fig. 39). Inwieweit in diese Kugel auch Spindelreste eingehen, steht nicht ganz fest, doch ist eine solche Doppelnatur dieses

Körpers, den man auch als den Nebenkern der Spermatide bezeichnet, oft recht wahrscheinlich. Die Hauptrolle bei den folgenden Vorgängen fällt nun dem Zentriol zu. Dieses teilt sich, die Teilung aber ist eine heteropotentielle, denn das proximale Tochterzentriol legt sich an den Kern an und wächst hier beträchtlich, so daß es Ringform bekommt, das Distale rückt an die Zellperipherie und bleibt klein. Zwischen beiden aber spannt sich ein verbindender Faden, eine Desmose, aus. Anfangs sehr zart, erstarkt er rasch und zieht den Nebenkern in seinen Bereich. Dieser zerschnürt sich hierbei in zwei gleiche Teile, die nun vom Schwanzfaden, denn zu dem wird die Desmose, durchzogen werden. Bei manchen Formen kommt es hierbei zu einer Sonderung in der Nebenkörpersubstanz in zwei Zonen, einer peripheren flüssigkeitsreichen und einer inneren, dichten. Überhaupt ist dieses Stadium bei vielen Tieren durch ganz komplizierte Nebekernstrukturen, vielfache Schalen- und Kammerbildungen ausgezeichnet. Anfangs etwa semmelförmig, streckt sich nun diese partielle Mitochondrienhülle des Schwanzfadens um diesen in die Länge und wird so zu einer Spindel, die endlich bis an die Zellgrenze reicht. Dort hat aber der Schwanz nicht sein Ende. Nur sein Hauptstück ist intraplasmatisch entstanden, ein kürzeres Endstück ragt peripher vom distalen Zentriol nackt in das Lumen der Zyste, das inzwischen entstanden ist, da die sich immer mehr streckenden Spermatiden sich alle wandständig anordnen. Es ist für einige Formen (Spinnen z. B.) sicher gestellt worden, daß dieses Endstück des Schwanzfadens abermals als Desmose des sich aufs neue teilenden peripheren Zentriols entsteht, im allgemeinen aber scheint nur ein einseitiges Auswachsen des Fadens vorzuliegen. Besonders günstige Varianten der Hauptstückgenese, die sonst fast durchweg als Desmose entsteht, werden uns aber belehren, daß zwischen beiden Typen kein prinzipieller Unterschied besteht.

Der Kern ist während alledem nicht unverändert geblieben. Er ist allmählich kleiner geworden, sein chromatischer Inhalt hat sich verflüssigt, es scheint eine Mischung zwischen Kernsaft und Retikulum einzutreten, die von vorne nach hinten fortschreitet. Weiterhin verändert er seine Form; anfangs kreisrund, wird er, gleichzeitig vorne sich zuspitzend, immer länglicher, zunächst zwiebelförmig, dann lanzettlich und endlich ein langes schmales Band. Dieser letzten Streckung geht dann eine ganz enorme Streckung des Schwanzhauptstückes und damit seiner Mitochondrienhülle parallel. Das Endstück bleibt jedoch recht kurz. Das dem Kern ansitzende

Zentriol wächst hierbei noch etwas und wird, den Formveränderungen notgedrungen folgend, zu einem spitzauslaufenden Kegel, mit der Basis dem nun ebenso schmalen Kern aufsitzend, mit der Spitze in den Schwanz übergehend.

Damit haben wir die vorher aufgezählten Teile des Spermiums aus der jungen Spermatide entwickelt. Der Kopf stellt den Kern dar, das Verbindungsstück ein bedeutend angewachsenes Derivat des Zentriols, in das Schwanzhauptstück ist eine Zentriol-Desmose, die Mitochondrien und umhüllendes Plasma eingegangen; das Endstück bildet eine freie Geißel.

Es fehlt lediglich das Spitzenstück. Das ist hier sehr schwach entwickelt und folgt einem nur selten so einfach vertretenden Bildungstypus. Frühzeitig, mit beginnender Längsstreckung, sondert sich ein Teilprodukt des proximalen Zentriols von diesem und wandert, am Kern dichtansitzend um diesen herum nach dem vorderen Pol der Zelle. Es würde der Beobachtung entgehen, wenn es hierbei nicht stäbchenförmig würde. An seiner definitiven Stelle angelangt, hört die Wanderung auf und bald ist das kleine Gebilde nur mehr schwer zu erkennen. Ein solch einfaches punktförmiges oder stäbchenförmiges Spitzenstück haben viele Insekten. Seine Entstehung aber ist meist unbekannt.

Auch die Erscheinung der Plasmaabstoßung begegnet uns bei den Heuschrecken; nur ein äußerst zarter Überzug davon bleibt über Kopf und Schwanz erhalten. Der Rest rückt als Auftreibung nach hinten und löst sich von dem Spermium. Die Teile des Hodens, in denen sich die Bündel nahezu reifer Spermien finden, enthalten daher in Menge diese degenerierenden Kugeln, die in anderen Zonen des Vas deferens vom Epithel resorbiert werden, genau, wie wir dies in der Folge in den Uteruswandungen an den überschüssigen Spermien sehen werden.

Wenn wir *Locusta viridissima* zum Vergleich heranziehen, lernen wir in drei Punkten weitere Komplikationen kennen (Fig. 40). Das Spitzenstück ist hier, im Zusammenhang mit merkwürdigen an Straußenfedern erinnernden Verkoppelungen zahlreicher Spermien, die in der Funktion wohl einer Spermatophore gleich zu stellen sind, sehr kompliziert geworden. Es leitet sich nun nicht von einem Zentriol ab, sondern geht, wie dies bei weitem am häufigsten beobachtet wird, aus einem ziemlich großen, bläschenförmigen Gebilde hervor, das in den meisten Fällen mit mehr oder minder großer Gewißheit als ein Idiozom erklärt wird, d. h. als ein Sphärenrestkörper,

der sich von dem ursprünglich in ihm steckenden Zentriol getrennt hat. Wir werden beim Salamander sehen, daß dies unter Umständen tatsächlich der Fall zu sein scheint. Hier bei *Locusta* aber und



Fig. 40. Entwicklung des Spermatozoons von *Locusta*. Nach Otte.

auch sonst hat man einen Spindelrestkörper als Ausgangsmaterial ansehen wollen. Dieses Bläschen, dessen Inhalt sich etwas verdichtet, legt sich auch an den Kern an, und wandert in der von den Akridiern uns bekannten Richtung. Der definitive Zustand wird aber verzögert durch den Eintritt einer Nutationsperiode, wie sie viele Spermatiden durchmachen. Der Kern wird dabei durch eine Rotation nach unten gedrückt, so daß das künftige Verbindungsstück seitlich zu liegen kommt. Erst wenn der Kopf sich wieder aufrichtet, tritt die „Idiozom“-

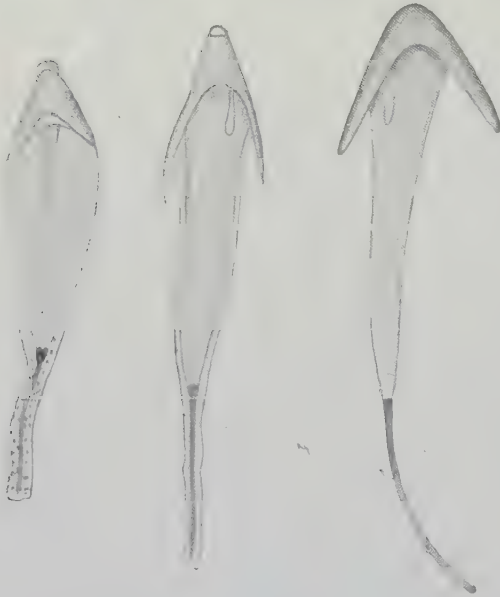


Fig. 41. Letzte Ausbildung des Kopfes des *Locusta*-spermiums. Nach Otte.

kugel, die die Größe des nun stark kondensierten Kernes erreichen kann, an die Spitze. Sie plattet sich an der Basis flach ab, greift rundum napfförmig um den Kern, spitzt sich vorne zu, die über den Kern gestülpten Ränder stehen bald frei von diesem ab, das ganze wird zu einem der kompliziertesten Akrosome (Fig. 41).

Die weitere Abweichung besteht darin, daß das Verbindungsstück vier Tochterzentriole in den Kern hinein abgibt, die — anfangs durch Desmosen ver-

knüpft — verschmelzen und einen merkwürdigen Apparat bilden, in dem wir eine Stützeinrichtung für den Kopf erkennen zu dürfen glauben. Ähnliche Einrichtungen sind gar nicht selten und führen oft zur Entstehung einer vom Verbindungsstück zum Spitzenstück durch den Kern beziehungsweise Kopf ziehenden Achse. Wir reihen für diese interessante Erscheinung in Fig. 42 einige Beispiele an. Bei *Lithobius*-Spermien läuft vom Verbindungsstück eine starke Fibrille bis zu dem punktförmigen Spitzenknöpfchen. Die Differenzierung beginnt im Kern zwischen zwei zentriolartigen Punkten und wächst nach beiden Seiten aus. Bei *Octopus* und verwandten Tieren finden wir dagegen ein sehr langes, zunächst röhrenförmiges

Spitzenstück, das ebenfalls eine Versteifung nötig macht. Hier durchzieht der Achsenstab daher auch neben dem Kopf dieses, indem er von einem dichten Korn, das sich im Idiozom differenziert, geradenwegs auf das Verbindungsstück zuwächst. Natürlich wird so nicht nur eine Stütze für Kopf und Spitzenstück geschaffen, sondern der lebhaft bewegliche Schwanz mit diesen fester verankert, ein Ziel,

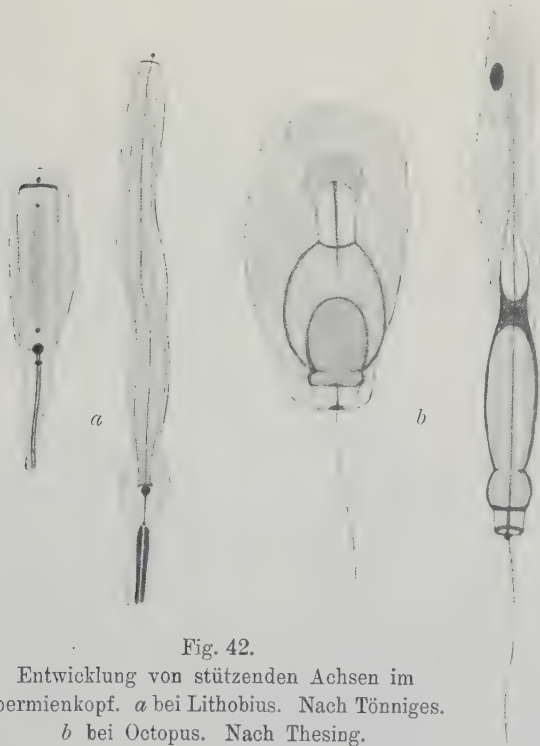


Fig. 42.

Entwicklung von stützenden Achsen im
Spermienkopf. *a* bei *Lithobius*. Nach Tönniges.
b bei *Octopus*. Nach Thesing.

das gelegentlich auch dadurch erreicht wird, daß das Verbindungs-
zentriol ein gutes Stück weit stabförmig in den Kern hineinwächst
(vgl. *Helix*).

Es liegt nahe, eine einheitliche Genese aller dieser axialen
Bildungen als Zentriolderivate zu vermuten, unsere augenblicklichen
Kenntnisse gestatten jedoch noch nicht, dies mit Sicherheit zu tun.

Um die wechselnden Fähigkeiten der Zentriole zu studieren
und weitere Details zur Spitzenstückgenese und spezielle Bildungen
am Schwanze (undulierende Membranen) kennen zu lernen, sei noch

die jederzeit erhältliche *Helix pomatia* und *Salamandra maculosa* herangezogen. Erstere gibt uns einigen Aufschluß zur Frage der Desmosenbildung (Fig. 43). Frühzeitig liegen zwei Zentriole dicht an



Fig. 43. Entwicklung des Spermatozoons von *Helix*. Nach v. Korff.

der Zellperipherie. Das distale schickt einen kleinen extrazellulären Fortsatz aus, das proximale aber teilt sich nicht, um den Achsenfaden des Schwanzhauptstückes zu liefern, sondern wächst stabförmig aus, bis es die Kerngrenze erreicht. Nun erst, mit beginnender Zellstreckung wird der starre Stab dünner, schlängelt sich etwas und differenziert an beiden Polen Zentriole aus, von denen das am Kern liegende ein Stiftchen in diesen hineinsendet. Auch jenes, an dem das Endstück inseriert, wächst und wird ringförmig. Das Spitzenstück tritt in einer terminal entstehenden Vakuole als feines Korn auf.

Diese Vorgänge lehren uns, daß das Zentriol mächtig anzuwachsen vermag, ohne daß der Prozeß einer Zentrosomenbildung vergleichbar wäre. Das Wachstum kann zu mannigfachen Formen, Ringen, Kegeln, Stäben führen. Das Vorkommen der letzteren in einem Entfaltungsgrad wie bei *Helix* (oder auch den *Selachiern*) gestattet aber weiterhin, die Desmosenbildung als Zentriolwachstum zu betrach-

ten, und nicht als Differenzierung des dazwischenliegenden Plasmas. Damit ist natürlich nicht gesagt, daß in der Folge Zentriol und Desmose nicht chemisch differente Wege einschlagen.

Eindeutig tritt dies auch in der Zentriolgeschichte der Spermien der urodelen Amphibien zutage. Sie und manche Anuren besitzen

Spermatozoen mit prächtigen undulierenden Membranen längs des Schwanzhauptstückes. Zudem ist die Histogenese beim Salamander recht genau untersucht, so daß auch auf sie eingegangen sei.

Das Zentriolpaar liegt wie bei *Helix* zunächst an der Zellperipherie. Die Verbindung mit dem Kern wird nun jedoch nicht durch Teilung und Desmose hergestellt, sondern beide Zentren

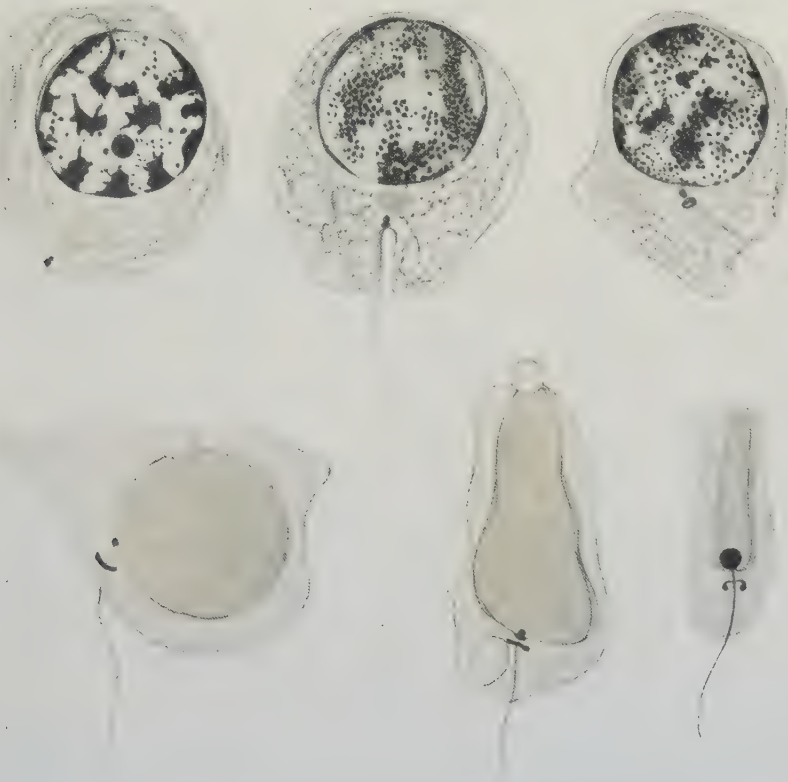


Fig. 44. Entwicklung des Spermatozoons von *Salamandra*. I. Nach Meves.

wandern auf ihn zu und buchten hinter sich das Plasma zu einer engen Röhre ein (Fig. 44). Diese umschließt dann einen Teil der schon vorher vom distalen Zentriol aus entstandenen jungen Schwanzgeißel. Während dieser Ortsveränderung wird letzteres erst scheibenförmig und dann zu einem langsam heranwachsenden Ringchen. Wenn der Kern erreicht ist, hat sich die Geißel durch den Ring hindurch mit dem proximalen Zentriol vereinigt. Dieses aber dringt in den Kern ein, und wird rasch zu einer großen Kugel. Da der Kern

sich währenddem aber auch dem definitiven Kopf genähert hat, indem er sich verlängerte und seinen Inhalt verflüssigte, kann sie bald nicht mehr allseitig wachsen, sondern wird, der Stabform des Kopfes zufolge, gezwungen, ebenfalls in einer Achse weiter zu wachsen und so die Form eines Zylinders anzunehmen. Durch die Streckung der ganzen Zelle wurde die Einsenkung bei dem Zentriolring immer geringer und schwindet nun um diese Zeit.

Bevor wir das weitere merkwürdige Verhalten des Ringes betrachten, sei eingeschaltet, wie inzwischen das Spitzenstück zustande kommt.

Nach der letzten Reifeteilung liegt, wenn beide Zellen noch durch einen Spindelrest und den Zwischenkörper verbunden sind, in der Nähe des Zentriolpaares das als Sphärenrest gedeutete Idiozom. In ihm sondert sich ein besonders heranwachsendes Bläschen, das an den Kern rückt und verschieden weit wandert, um an die durch die gleichzeitige Streckung entstehende Spitze zu gelangen. Dort drückt es sich etwas in den Kern ein. Mit dessen steigender Streckung wird es durch die Zellwand gedrückt und liegt frei vor der ganzen Zelle. Zu der Zeit kondensiert sich in ihm längs der Berührungslinie mit dem Kopf eine stärker färbbare Masse, die sich kegelförmig in das Bläschen erhebt und zu einer dichteren Achse des allmählich spießförmig werdenden Spitzenstücks wird, um das dann von der hellen ursprünglichen Idiozomschubstanz nur noch eine dünne Mantelschicht gelegt wird. Endlich bildet sich noch ein feiner Widerhaken am vordersten Ende aus.

Die letzte zusammenhängende morphogenetische Periode stellt die der Flossensaumbildung dar (Fig. 45). Dieser entsteht als eine feine Plasmahaut längs des Achsenfadens. Bald tritt der distale Ring, der durch die Formveränderung der Spermatide aus der ursprünglichen Einsenkung an die Zelloberfläche gelangte, zu ihm in Beziehung. Er streckt sich in die Länge und wird in der am besten aus der Fig. 45 ersichtlichen Weise weit ausgezogen, bis er in der Mitte reißt und das eine hufeisenförmige Ende an der ursprünglichen Stelle bleibt, das andere den Schwanz entlang gleitet, soweit der Flossensaum diesen begleitet. Durch ein stärkeres Wachstum des Randfadens enthält er seine wellenförmige Gestalt, die so ganz der gleicht, die wir bei *Trichomonas muris* kennen lernten.

Die Summe von komplizierten Wandlungen, die die einzelnen Teile einer Spermatide erleiden, bevor sie in der fertigen Zelle die ihnen zustehende Stelle einnehmen, und die zahlreichen morphologischen

Einzelheiten des Spermiums verlangen natürlich eine Erklärung. Es obliegt uns, jene mit den allgemeinen auch sonst das Zellgeschehen leitenden Gesetzmäßigkeiten in Verbindung zu bringen und diese aus ihrer Funktion heraus zu deuten.

Dabei kommen wir zunächst dazu, eine Anzahl reizphysiologischer Begriffe, die wir für gewisse Ortveränderungen ganzer Zellen zu verwenden gewohnt sind, auf die Organelle der Spermatide auszudehnen. Wie z. B. in vielen Fällen sicher das Ei eine anziehende

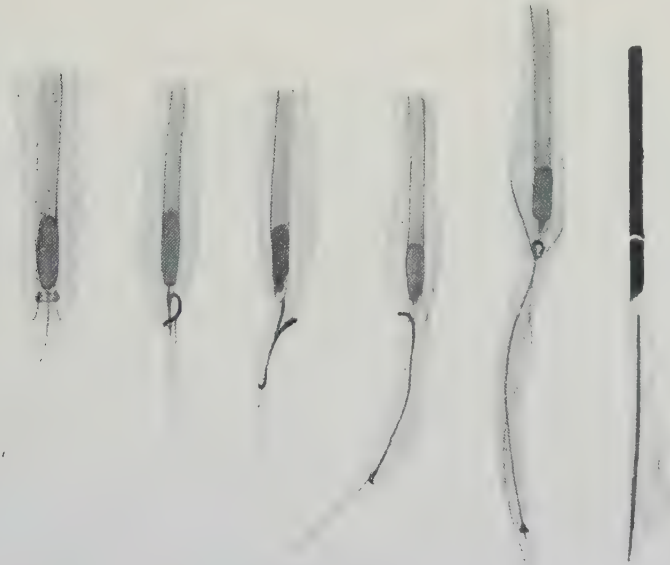


Fig. 45. Entwicklung des Spermatozoons von
Salamandra II. Nach Meves.

Kraft auf das Spermium ausübt, so zieht auf frühen Stadien der Spermio-genese der Kern oft das Zentriol an (vgl. Salamandra), so daß wir von einer karyotaktischen Reaktion des Zentriols reden können. Da nicht selten auch eine gesteigerte Volumzunahme desselben nach der Richtung des Kerns hin zu beobachten ist, so dürfen wir weiterhin von einem Karyotropismus sprechen, und zwar von positivem Karyotropismus (wenn wir uns der Definition Taxis für Bewegungs-, Tropismus für Wachstumsreize anschließen). Wie aber auch das Spermium eine Fernwirkung auf das Ei ausübt und dasselbe zur Bildung des Empfängnishügels veranlaßt, kommt eine eventuelle Zentrotaxis hinzu in Fällen, bei denen ganz ähnlich der Kern einen Fortsatz zum Zentriol schickt, der bis an die Zellperipherie reichen kann, so daß er sich dasselbe gleichsam herbeiholt.

Daß aber die Karyotaxis keine allseitige ist, lehren pathologische Fälle, bei denen eine Vielzahl von Zentren in der Zelle vorhanden ist und doch alle an dieselbe Stelle wandern (Fig. 46).¹ Die anziehende Kraft ist also eine polare und muß anders geartet sein, wie die genau am gegenüberliegenden Punkt lokalisierte, die in ähnlicher Weise die Wanderung des Idiozoms leitet. Ähnliche Fernwirkungen existieren durch den Kern hindurch, wenn — wie bei Cephalopoden — ein Faden vom Spitzenstück aus von Anfang an streng orientiert durch ihn zum Zentriol wächst.



Fig. 46.
Abnorme Spermatide
von Oedipoda mit
4 Zentren. Original.

Solche aus dem morphologischen Bild erschlossene und durch das Studium zahlreicher Anomalien erhärtete taktische und tropische Wechselwirkungen vermögen ein gut Teil der Vorgänge dem Verständnis näher zu rücken und vor allem die Ortsveränderungen zu erklären. Die tiefgehenderen Formveränderungen aber gehen unabhängig hiervon vor sich. Aber auch sie können wir ihres Geheimnisvollen einigermaßen entkleiden. Aus unseren Betrachtungen und Versuchen über das Protoplasma ging hervor, daß wir ihm eine flüssige Konsistenz zuteilen müssen. Flüssigkeiten aber können in spezifische, nicht kugelige Form, — abgesehen von gegenseitigem Druck — nur durch die Beigabe fester Bestandteile gezwungen werden.

Dies kann durch Ausbildung dichterere Wände geschehen, wie sie die Pellikula eines Infusoriums darstellt oder aber durch die Entwicklung von Skeletten (Fibrillen, Bänder), sei es, daß diese als eine Achse den Tropfen durchziehen, sei es, daß sie seiner Oberfläche ein- oder aufgelagert sind. Wir sind auf dieses Prinzip der Zellgestalt schon früher zu sprechen gekommen. Bei der Histogenese der Spermien finden wir es auf Schritt und Tritt bestätigt.

Ein großer Teil solcher Achsen wird durch Zentrodесмосomen hergestellt. Die Verlängerung der intrazellularen Schwanzdesmose gestattet eine entsprechende Verlängerung des vorher durch taktische Beziehungen zu ihm gewanderten Nebenkerns und des umhüllenden Spermatidenplasmas, bis die Streckung zu einem ganz dünnen Über-

1) Es handelt sich hiebei um recht häufige Riesenspermatiden, die durch zweimalige Unterdrückung der Teilung sehr große Kerne und 4 Zentren bekommen.

zug führt. Den Achsen, die im Kern in vielen Fällen entstehen, dürften wir sicher ähnliche Bedeutung für dessen Streckung zuschreiben. Denn wir haben ja stets beobachten können, daß auf frühen Stadien sich sein Inhalt verflüssigt. Daß aber sonst andere Faktoren die erste Streckung des Kopfes bewirken, geht zum Beispiel aus der des Salamandra-Spermiums hervor, wo die Anlegung des Idiozoms kausal wirkt. Das beweisen Anomalien mit zwei Idiozomen, die entsprechend eine Verlängerung nach zwei verschiedenen Seiten zur Folge haben.

Die definitive Form wird außer durch Achsenstäbe sehr oft durch wandständige Spiralen bedingt. Wir wollen uns die von *Paludina* ansehen, deren Spermaköpfe 5 korkzieherartige Drehungen besitzen (Fig. 47). Es laufen hier zwei voneinander unabhängige Spiralen von der Basis zur Spitze, die eine auf der Kante, die andere in der tiefsten Stelle der Rinne (vgl. auch Fig. 137). Quellungsexperimente zeigen nun deutlich, daß diese Spiralen dem Kopf, dessen Aggregatzustand ein dem flüssigen recht naheliegender sein muß, die Form aufprägen. Die Schraubenwindungen entstehen hier,



Fig. 47.
Spermienköpfe von *Paludina*
in Quellung. Nach Koltzoff.

indem ein Faden kürzer als der andere ist. Die Quellung aber führt zu einem Moment, in dem die Spannung durch den sich ausdehnenden Kopfinhalt beide gleich lang gemacht hat. Der Kopf bekommt so eine zylindrische Form. Die Steigerung des Prozesses führt zu einer weitgehenderen Deformierung, wobei die Spiralen nicht zerrissen, aber stellenweise durch das herausfließende und immer mehr der Kegelform sich nähernde Kernplasma auseinandergedrängt werden. In anderen Fällen sind eine oder gar drei Spiralen vorhanden und die Schraubendrehung oder auch eine einfache Krümmung des Kopfes kann durch eine weitere kürzere Längsfaser garantiert werden, die gerade verläuft und so zugleich die Streckung der Spirale unmöglich macht, durch die sonst der Kopf ja außerordentlich lang und dünn würde; aber das Prinzip ist stets das gleiche.

Die Genese dieser Fäden und die Frage nach ihrer Homologie ist noch nicht genügend studiert. Es gibt jedoch Fälle, wo sie sicherlich von Mitochondrien abzuleiten sind.

Kopf und formative Fibrillen sind noch — ebenso wie das Hauptstück des Schwanzes — von einer feinen semipermeablen Membran überzogen, die keinen Einfluß auf die Gestaltung ausüben kann. Sie läßt sich nur experimentell durch die Einleitung von Plasmolyse nachweisen, wobei sie sich weit von dem Kopf abhebt, ohne daß dieser verändert würde. Mit dem Tode des Spermiums büßt sie ihre Semipermeabilität ein, so daß sie zu einem wichtigen Hilfsmittel werden kann, um diesen mit Sicherheit zu konstatieren, da hierfür die Bewegungslosigkeit keinesweg genügt, die meist, ohne vom Tode begleitet zu sein, schon in hypertonischen Medien auftritt.

Ganz den Kopffibrillen ähnliche Funktionen scheinen die Mitochondrienderivate des Schwanzhauptstückes zu übernehmen. Wir haben sie bisher nur als eine einfache feinste Hülle den Achsenfaden überziehen sehen. Häufig aber bauen sie hierbei auch Spiralen von sehr engen Windungen auf, und zwar ähnlich wie im Kopf in Ein- oder Mehrzahl. Planorbis z. B. besitzt deren drei. Allgemein verbreitet sind sie bei Säugetieren, wo sie die Bendasche Färbung sehr schön darstellt. Als Typus sei das Ratten- oder Mäusespermium gewählt. Es fehlt ein geschlossener Nebenkern in der Spermatide, die Mitochondrien sind vielmehr staubförmig im ganzen Plasma verteilt. Nach vorangegangener beträchtlicher Streckung zeigen sie die (zentrodesmotaktische?) Neigung, sich um den Achsenfaden zu gruppieren, eine Erscheinung, die, vom Kopf ausgehend, schwanzwärts fortschreitet. In gleicher Richtung schreitet die Tendenz der Granula zu queren Bändern zu verschmelzen, fort, die einer sehr oft gewundenen Spirale den Ursprung geben (Fig. 48). Das Restplasma, in dem inzwischen Fett abgelagert worden ist, wird abgestoßen. Die Mitochondrienspirale aber wird so dicht, daß eine Verflüssigung vorgetauscht werden könnte. Nicht immer jedoch strecken sich die Mitochondrien so sehr, ja vielfach bleiben sie also kompakte Kugeln oder als ein Ring hinter dem Kopf kondensiert; dies ist z. B. bei vielen Anneliden und bei den Echinodermen der Fall.

Wenn wir uns nun auch über das Wie der Formbildung eine Vorstellung machen können, bleibt doch noch die Frage nach dem Warum dieser zum Teil so bizarren Gestalten. Diese hängt natürlich innig zusammen mit der Art der Bewegung und den Bedingungen

der Eröffnung des Eies. Damit kommen wir zur Frage, was an dem Spermium dem kinetischen Apparate zuzuzählen ist, der die Bewegung auf den Kopf überträgt, dessen Bau dann diese zu einer schraubenden oder geradlinigen macht. Die Zentriole, ihre Derivate, die freien Geiseln und die undulierenden Membranen kommen hier in Betracht. Auch an eine Beteiligung der Spiralsäume hat man — wohl mit Unrecht — gedacht. Was aber hiervon das eigentlich primär Bewegende und was das Bewegte ist, steht nicht mit Sicherheit fest.

Man möchte zunächst geneigt sein, den motorischen Reiz in die Zentralkörper zu verlegen und den Schwanz als den passiven Motor ansehen.

Zerschneidungsexperimente, die man an Salamandra - Spermien angestellt hat, machen es jedoch auch möglich, daß der Schwanz aktiv beweglich ist. Denn wenn man ihn vom Kopf und dem Zentralkörper trennt, führt er doch auch weiterhin die gleichen Bewegungen aus. Auch das Studium des feineren Baues der Schwanzfibrillen hat diese Deutung zur Diskussion gebracht.



Fig. 48. Spermiogenese der Ratte.
Benda-Färbung. Nach Duesberg.

Wir besitzen wiederum an der Hand zerstörender Eingriffe gewonnene Kenntnisse hierüber. Durch geeignete Mazerationen gelingt es nämlich, den Achsenfaden der Spermien aller Tiere in einige noch feinere Fibrillen zu zerlegen, die wir in Parallele mit den Muskelfibrillen als Elementarfibrillen bezeichnen können. Bei den Formen, bei denen der Achsenfaden unbeweglich, ein hinzugetretener Randfaden aber eine bewegliche undulierende Membran trägt, läßt sich ersterer nicht zerlegen, letzterer aber wohl (Fig. 49). Die Erfahrung, daß sonst im Tierreich Kontraktilität der Zelle stets an Elementarfibrillen gebunden ist (vgl. den 2. Band dieses Praktikums über den feineren Bau der kontraktile Substanz), legt den Schluß nahe, auch hier von selbständig kontraktile Fibrillen zu reden, deren Genese dann allerdings eine ganz andere wäre als in der Muskelzelle.



Fig. 49.
Maceriertes In-
sektenspermium
(Calathus,
Carabiden).
Nach Ballowitz.

Spezielle Verhältnisse liegen bei den Insekten vor; bei den Käfern läßt sich der Achsenfaden zunächst in drei Fäden aufteilen, von denen einer sich aber dann nicht weiter zerlegen läßt und als völlig unbewegliche Stützfaser dokumentiert, während die beiden anderen aus zahlreichen feinsten Elementarfibrillen zusammengesetzt sind, von denen jede einzelne kontraktile wäre. Bei anderen Insekten fehlen solche Stützfasern, aber die kontraktile Fibrillen sind von resistenten Hüllen umgeben, die wohl ihre Funktion übernehmen.

All das spricht recht eindringlich für eine autonome Beweglichkeit des Schwanzes. Inwieweit bei jenen Fibrillen und Hüllen, die uns die Mazeration so deutlich vorführt, neben Zentrodemosomen auch Mitochondrien derivate vorliegen, ist noch nicht genügend bekannt. Die letzten histogenetischen Stadien bieten hier große Schwierigkeiten, das eindringlichere Studium dieser Fragen und der nach den Parallelen zwischen feinerem Bau des Schwanzes und Bewegungsweise verspricht aber noch wichtige Aufschlüsse über allgemeine Fragen der Kontraktion und der Zellskelette.

MATERIAL UND TECHNIK

Hoden von Acridiern und Locusta, Paludina vivipara, Zwitterdrüse von Helix pomatia, Salamanderhoden, Hoden von Ratte oder Maus.

Zunächst sei ganz allgemein bemerkt, daß neben der Schnittmethode, die natürlich besonders für die Untersuchung der Histogenese unentbehrlich ist, hier die Anfertigung von Ausstrichpräparaten und das Studium der lebenden Zelle unumgänglich sind. So versteht man oft die einzelnen Phasen einer Umformung viel leichter als im Schnittpräparat. Auch die Mitochondrien sind gelegentlich im Leben leichter zu erkennen, als auf Schnitten ohne spezifische Methoden. Zur Erkenntnis der Bewegungsweise ist es natürlich der einzige Weg. Die Untersuchung muß dann zunächst in einem möglichst isotonischen Medium geschehen. Wo die Körperflüssigkeit des Tieres genügt, kann man diese verwenden, bei wirbellosen Meerestieren kann das Seewasser als solches gelten, bei Landtieren und Tieren des süßen Wassers aber ist man zur Herstellung einer isosmotischen Lösung gezwungen, die, wenn sie genau sein soll, jedesmal experimentell gefunden werden muß. Gewöhnlich genügt eine etwa $\frac{3}{4}$ proz. Kochsalzlösung. Will man genauer verfahren, dann steigere und verringere man die Konzentration und suche auf diese Weise die Lösung zu finden, in der die Spermien am längsten beweglich bleiben.

Wir haben gesehen, daß die Form des Spermiums völlig in Abhängigkeit vom osmotischen Druck steht. Es ist nicht schwer, solche Formveränderungen durch Anwendung hypo- oder hypertotonischer Lösungen zu erzielen und im ersteren Fall eine Abtrennung der semipermeablen Membran und eine Abkuglung des Spermiums zu erhalten, in letzterem die Spiralstruktur des Kopfes stärker hervortreten und den Kopf selbst zusammenschrumpfen zu lassen. Wir verwenden hierzu die Spermien von *Paludina* im Hochsommer und Herbst. Man kann auch einfach das Wasser unter dem Deckglas etwas eintrocknen lassen. Meist läßt sich mit Änderung des Mediums die alte Form wieder herstellen.

Ein weiteres wichtiges Mittel, das wir anwenden wollen, um Einblick in den Bau des fertigen Spermiums zu bekommen, ist das der Quellung. Um sie zu erreichen und gleichzeitig die uns dabei interessierenden Teile des Spermiums zu färben, haben wir in der Biondi-Triacidlösung ein sehr vorteilhaftes Reagens. Man stelle sie sich aus gesättigten Lösungen Rubin 5, Orange G und Methylgrün her. Diese müssen kalt gesättigt und wässrig sein, mehrere Tage über reichlichem überschüssigem Farbstoff gestanden und wiederholt geschüttelt worden sein. Die Farben müssen notwendig chemisch rein sein. In 100 ccm lösen sich dann etwa 20 g Rubin 5, 8 g Orange;

8 g Methylgrün. (Man mische aber nicht trocken die Farben!) Von diesen ersten Stammlösungen gieße man 4 ccm Rubinlösung zu 7 ccm Orangelösung und füge dann 8 ccm Methylgrünlösung bei. Auf solche Weise wird der sonst sehr leicht entstehende Niederschlag wegfallen. Diese zweite Stammlösung muß nun endlich vor dem Gebrauch mit 1:60—100 Teilen Wasser verdünnt werden, je nachdem eine schwächere oder intensive Färbung beabsichtigt ist. Es wird auch zu letzterem Zweck empfohlen, die Farbe mit sehr schwacher Essigsäure etwas anzusäuern. Sie muß dabei stärker rot werden. Bringt man einen Tropfen der Farbe auf Fließpapier, so soll der Fleck in der Mitte blaugrün, nach den Rändern zu orange erscheinen. Folgt dann noch eine breite rote Zone, so hat man zuviel Fuchsin zugegeben.

Fügt man nun den lebenden *Paludina*-Spermien eine schwache Lösung zu, so färbt sich unter den Augen das Spitzenstück, das Verbindungsstück und der Schwanz rot, grün nur der Kern. Methylgrün ist ja ein sehr gutes Reagens für Chromatin. Eine Quellung und intensivere Färbung des Kopfskelettes aber tritt erst ein, wenn man einen Tropfen starker Lösung zusetzt. Dann wird der Kernteil zwar schmutzig grün, die Spiral- und Längsfäden aber intensiv rot und dadurch, daß sie bei der Quellung auseinandergedrängt werden, sehr deutlich. Das Spermium wird hierbei getötet, eine Rückkehr zur alten Form bei Auswaschung mit Wasser ist nicht mehr möglich.

Die Färbung eignet sich auch sehr gut für Schnitte, rot werden dann auch die Nukleolen und allerlei Einschlüsse des Plasmas, wie z. B. die acidophilen Granula der Leukozyten. Doch dürfen diese nur mit Sublimat mit oder ohne Eisessig fixiert sein! Osmiumgemische sind ganz untauglich. Die überschüssige Farbe wird in Wasser oder Alkohol kurz abgespült.

Die Ausstriche mache man auf dem Objektträger oder Deckglas, in möglichst dünner Schicht. Ein sicheres Haften wird nur garantiert, wenn das Glas vorher gründlich mit Säure gereinigt ist. Meist wird es sich nicht um ein Ejakulat handeln, sondern man entnimmt die Spermien dem weiblichen Rezeptakulum oder den Ausführungsgängen des männlichen Apparates. Als weitere neben den üblichen Färbungen hier mit Vorteil zu benutzende Farbe sei Gentianaviolett empfohlen, in konzentrierter wässriger oder alkoholischer Lösung. Es färbt die Fibrillen (auch der Mazerationspräparate), Spitzenstücke, Spiralen usw. oft sehr scharf, wenn eine Fixierung mit Osmiumsäuredämpfen oder in Flemmingschem Gemisch vorangegangen ist.

Die Mazeration der Insekten-Spermien führe man mit starken (1—10 %) Chlornatriumlösungen aus, meist geht sie schnell vor sich, manche Details sind nach tagelanger Einwirkung besser zu studieren. Die einzelnen Formen reagieren verschieden schnell und manche Stellen trennen sich meist schwerer. Die sicher zwischen den Fibrillen vorhandene plasmatische Bindesubstanz ist also wechselnd stark entwickelt. Fixation mit Osmium gestattet keine Mazeration mehr, auch die Anilinfarben halten sie auf. Die mazerierten Spermien kann man mit Gientianviolett färben; sie müssen aber dabei möglichst verteilt werden, um sich nicht zu sehr zu decken. Das Schicksal der Mitochondrien, besonders in der Spermatide, läßt sich an Eisenhämatoxylinpräparaten nach Osmiumgemischen und Sublimat in großen Zügen wohl verfolgen. Detailstudien aber müssen sich der Benda-Methode bedienen.

Bezüglich der Gewinnung des Heuschreckenmaterials siehe Kapitel 4. *Helix pomatia*-Gonaden sind stets leicht zu erhalten, für die Spermienbildung ist der ganze Sommer geeignet.

Wichtig dagegen ist die Zeit der Konservierung für das Studium der Salamanderspermiogenese. Wir wählen die auch zu Reduktionsstudien benutzte *Salamandra maculosa*, wenngleich Tritonen, *Salamandrina* usw. ähnliche Verhältnisse aufweisen. Frisch gefangene Tiere sind lange in Gefangenschaft gehaltenen sehr vorzuziehen. Im Spätherbst sind die Hoden gefüllt mit reifen Spermien. September und Oktober sind die Monate, in denen man die Spermatiden sich umwandelnd antreffen wird; Juli und August führt der Hoden neben Reifeteilungen nur fertige Spermien.

Ratten und Mäuse sind käuflich zu haben und jederzeit zu gebrauchen. Man wende neben Eisenhämatoxylin die Bendasche Färbung an. Zum Studium der Schwanzmanschettenbildung, einer merkwürdigen Plasmabildung der Säugetierspermien, die dem Kern aufsitzt und den Anfang des Schwanzes umhüllt, eignen sich die Tiere nicht. Will man diese studieren, so verwende man die günstigeren Meerschweinchen.

Bezüglich der Gewinnung von Echinodermenspermien siehe Seite 39 f. Man fertige Ausstriche und färbe mit Heidenhainschem Hämatoxylin und einer Plasmafarbe. Letztere tingiert dann die Mitochondrien.

Literatur

Ballowitz, K. *Fibrilläre Struktur und Kontraktibilität*. Arch. f. ges. Physiologie. Bd. 46. 1890.

- Ballowitz, K.** *Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktile Elemente. I. Die Spermatozoen der Vögel.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32. 1888. — *II. Die Spermatozoen der Insekten.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 50. 1890. — *III. Fische, Amphibien, Reptilien.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890. *Und zahlreiche andere Untersuchungen.*
- Benda, C.** *Über die Entstehung der Spiralfaser des Verbindungsstückes der Säugetierspermien.* Verh. Anat. Ges. Kiel. 1898.
- Blackmann, M. W.** *The spermatogenesis of Scolopendra Heros.* Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. vol. 48. 1905.
- Broman, J.** *Über gesetzmäßige Bewegungs- und Wachstumserscheinungen (Taxis- und Tropismenformen) der Spermatiden, ihrer Zentralkörper, Idiozomen und Kerne.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. 59. 1901.
- — *Über Bau und Entwicklung von physiologisch vorkommenden atypischen Spermien.* Anat. Hefte. 1. Abt. Heft 60. 1902.
- Davis, H. S.** *Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae.* Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. vol. 53. 1908.
- Duesberg, J.** *Der Mitochondrialapparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71. 1903.
- — *Nouvelles recherches sur l'appareil mitochondrial des cellules séminales.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 6. 1910.
- Hermann, F.** *Struktur und Histogenese der Spermatozoen.* Merkel-Bonnets Ergebn. Anat. Entwickl.-Gesch. 2. u. 6. Bd. 1893 u. 1897.
- Koltzoff, N. R.** *Studien über die Gestalt der Zelle. II. Untersuchungen über das Kopfskelett des tierischen Spermiums.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 2. 1908.
- Korff, K. v.** *Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54. 1899.
- Mc Gregor, J. H.** *The spermatogenesis of Amphiuma.* Journ. Morph. vol. 15. Suppl. 1899.
- Meves, Fr.** *Über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54. 1899.
- — *Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa, ibid.* Bd. 50. 1897.
- — *Struktur und Histogenese der Spermien.* Merkel-Bonnets Ergebn. Anat. Entwickl.-Gesch. Bd. 11. 1901.
- Otte, H.** *Samenreifung und Samenbildung bei Locusta viridissima.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 24. 1907.
- Pantel, J. et de Sinéty, R.** *Les cellules de la lignée mâle chez le Notonecta glauca L.* La Cellule. Bd. 23. 1906.
- Retzius, G.** *Zahlreiche Arbeiten, meist über den Bau des fertigen Spermiums in seinen „Biologischen Untersuchungen“.*
- Schreiner, A. u. K. E.** *Zur Spermienbildung der Myxinoideen.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. 1908.
- Thesing, C.** *Beiträge zur Spermatogenese der Cephalopoden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 76. 1904.
- Tönniges, C.** Mitgeteilt in Korschelt-Heiders Lehrbuch. Allgemeiner Teil. Jena 1902.
-

6. Kapitel

Bau und Entwicklung atypischer Spermien

Von der gewöhnlichen Geiselform, die wir im vorstehenden Kapitel kennen lernten, abweichende Spermien finden sich in den mannigfachsten Gruppen, zumeist als eine Eigentümlichkeit größerer systematischer Einheiten. Unter den Würmern sind vor allem Turbellarien, Echinoderen und Nematoden zu nennen; ferner sind die Arthropoden eine Fundgrube der abenteuerlichsten Samenzellen, in erster Linie unter ihnen die Krebse; aber auch Diplopoden, Spinnen und Akarinen besitzen solche.

Charakteristisch für Turbellarien und Echinoderen ist eine starke Streckung des Kopfes und die meist sehr in den Hintergrund tretende Entwicklung des Schwanzes. Dabei weisen sie aber alle Teile eines gewöhnlichen Spermiums sogar annähernd in der normalen Lage auf. So besitzt das Spermium eines marinen Turbellars (*Plagiostoma*) ein stiftchenförmiges Spitzenstück, einen schlanken keulenförmigen Kopf, ein kurzes Verbindungsstück, das zwei Zentralkörperchen enthält, einen mäßig großen intraplasmatischen und extraplasmatischen Geiselteil. Die Genese ist nur in einem Punkt stehen geblieben, die Plasmaabschnürung ist eine geringe und da auch eine beträchtlichere Streckung fehlt, erstreckt sich das Mitochondrien bergende Plasma längs eines großen Teiles des Kopfes spindelförmig bis zum Ende des Geiselhauptstückes.

Steigert sich nun die Ausdehnung des Plasmas noch bis zur Kopfspitze, wird die freie Geisel stark reduziert und womöglich das Plasma mit auffälligen Mitochondrien-Derivaten beladen, so nimmt das Atypische rasch zu. Das mögen zwei Echinoderenspermien dartun (Fig. 50). Das Verbindungsstück ist hier sehr nach hinten gerückt,



Fig. 50. Fertige Spermien zweier Echinoderen-Arten.
Nach Zelinka.

der intrazelluläre Teil der Geißel fast völlig rudimentär. Die Mitochondrien bilden oft große regelmäßige Kugeln um den außerordentlich langen fadenförmigen Kopf.

Die Spermien der Trematoden dagegen sind kaum als atypisch zu bezeichnen, sie besitzen nur wieder einen im Verhältnis zum

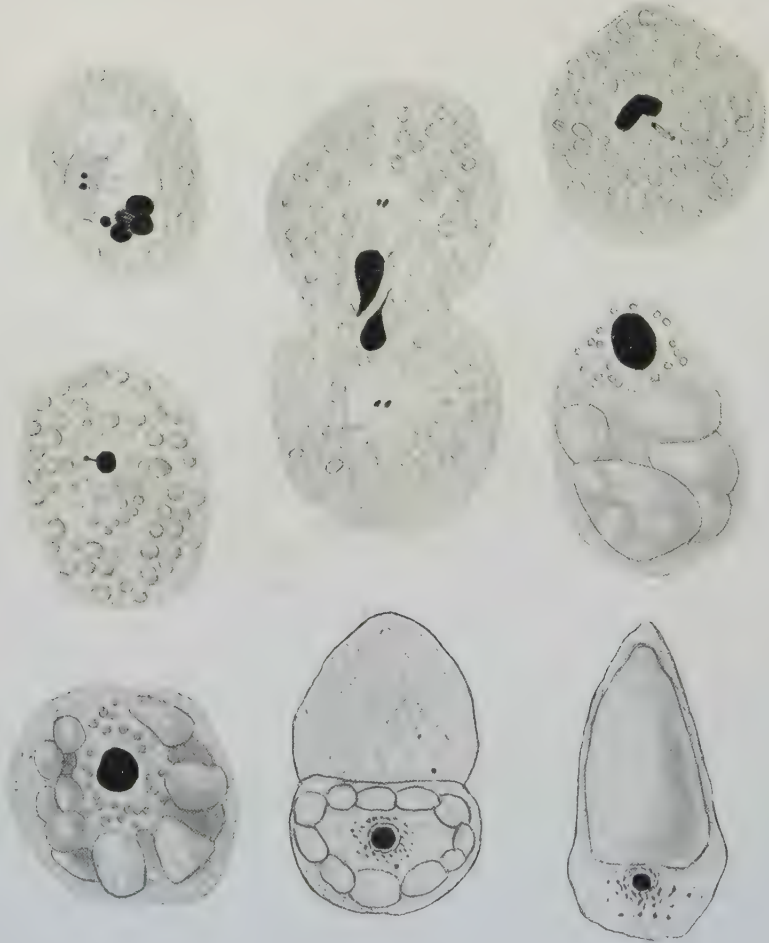


Fig. 51. Entwicklung des Ascaris-Spermiums. Nach Meyer und Romieux.

Schwanz sehr langen dünnen Kopf, das Plasma aber wird fast ganz abgestreift. Eingehender wollen wir uns mit der Spermiogenese der Nematoden beschäftigen. Sie und noch mehr einige Krebse besitzen recht wenig differenzierte Samenzellen. Die Varianten sind, soweit sie bekannt sind, recht gering. Als Typus gelte *Ascaris megalocephala* (Fig. 51).

Das fertige Spermium gleicht hier zunächst in keiner Weise mehr einem normalen. Seine Gestalt ist kegelförmig. Der spitze Teil ist von einem merkwürdigen Gebilde, dem stark lichtbrechenden Glanzkörper erfüllt, im breiten hinteren Teil liegen in reichliches Plasma eingebettet, eine rundliche kondensierte Chromatinkugel und körnchenförmige Mitochondrien. Eine Geißel oder Zentren fehlen völlig. Die Genese aber deckt doch weitgehende Parallelen mit einer typischen Spermienentwicklung auf.

Schon in der Spermatozyte 1. Ordnung treten eigentümliche Stäbchen auf, die von ovalen Bläschen umgeben sind. Sie durchsetzen das ganze Plasma und werden in den beiden Reifeteilungen mit verteilt, indem sie sich, in den Aktionsbereich der Polstrahlung kommend, entsprechend radiär einstellen. Ihre Entstehung läßt sich auf körnchenförmige Mitochondrien zurückführen, die sich zu kurzen Chondriokonten hintereinander reihen. In der jungen Spermatide behalten sie noch eine Zeitlang ihre radiäre Stellung bei, dann schwinden die Stäbchen und es bleiben helle lichtbrechende Tröpfchen davon übrig. Die zwei Chromosomen erhalten sich, ohne zunächst zu verschmelzen, kompakt, ein eigentlicher Spermatidenkern wird also nicht gebildet. Die Tröpfchen ordnen sich mehr unter der Zelloberfläche an und in dem hiervon freien Plasma um den Kern erscheinen Mitochondriengranulationen. Man hat diese von den gleichzeitig schwindenden Stäbchen herleiten wollen, aber es muß wahrscheinlicher scheinen, daß diese durch ihren Schwund an der Entstehung jener Tröpfchen, die wir als Glanzkörperanlage bezeichnen können, beteiligt sind, und daß sich hier um den Kern nur die von Anfang an unverändert gebliebenen Mitochondrienreste konzentrieren.

Die Tröpfchen zeigen die Tendenz, zusammenzufließen, so daß nebeneinander Zellen liegen mit immer größeren Glanzkörperkugeln. Das führt zu unregelmäßig gelappten Gebilden, die nicht mehr allseitig den Kern umhüllen, sondern eine Seite freilassen und eher Halbkugeln darstellen. Der Kern rückt durch diese Lücke an die Peripherie, gezwungen dadurch, daß die Glanzkörpersubstanz immer einheitlicher wird und erst bohnenförmig, dann länglich und am Ende zuckerhutförmig den meisten Teil der Zelle ausfüllt. Das Plasma umgibt ihn zwar völlig, ist jedoch reichlicher nur an der Breitseite geblieben, wo, nach wie vor rund um den Kern liegend, die Mitochondrien sich erhalten haben. Ein gut Teil des Plasmas aber wurde vorher abgestoßen. Das geschieht, wenn der Kern aus der Glanzkörperhülle austritt; dann wird eine Plasmaportion derart

abgelöst, daß durch die Trennungslinie die Breitseite des Spermiums entsteht. Sie bleibt noch eine Zeitlang hängen, fällt aber früher oder später ab. Die beiden Chromosomen verschmelzen ziemlich spät zu einer dichten Kugel. Damit sind die Hauptzüge der Histogenese dargelegt. Nur über die Zentriolgeschichte lassen sich doch noch einige interessante Einzelheiten eruieren.

Wir haben schon früher davon gesprochen, daß die Askarispermatozyten ein klassisches Objekt für eine gelegentliche nukleäre Herkunft der Zentren sind. Während der Reifeteilungen sind sie leicht nachzuweisen, in die junge Spermatide gehen zwei von einer gemeinsamen runden Sphäre umhüllte Zentriole ein. Bei *Ascaris canis* hat man das dort in Einzahl vorhandene Zentriol — von den zahlreicheren Chromosomen umstellt — sogleich wieder in den Kern eingehen sehen. Bei *Ascaris megalocephala* treten sie ebenfalls dicht an die beiden Chromosomen; nachdem das Idiozom geschwunden ist, drehen sie sich senkrecht zum Kern und spannen, indem eines etwas peripher wandert, eine kleine Desmose aus. Gelegentlich hat man sogar von dem distalen Zentriol noch einen kurzen Faden im Winkel ins Plasma abbiegen gesehen. Weiter aber schreitet der Prozeß nicht fort, das proximale Zentriol verschmilzt mit dem Chromosomenmaterial, das distale scheint sich unter Umständen länger im Plasma zu erhalten.

Eine sehr variable Bildung ist weiterhin das sogenannte Spitzenstück, eine chromatische Platte, aus der ein Stäbchen aufsteigt, zu vorderst am Glanzkörper. Seine Benennung ist wohl nicht berechtigt, denn einmal dringt das Spermium mit der Breitseite in das Ei und ferner ist seine genetische Identität mit echten Spitzenstücken nicht nachgewiesen.

Was sonst die Parallelen mit einem Flagellospermium betrifft, so liegen sie auf der Hand. Dem Material des Kopfes entspricht die Chromatinkugel an der Breitseite, die Mitochondrien, die sonst das Schwanzhauptstück birgt, liegen um diese in völlig undifferenzierter Form. Das dem Verbindungsstück entsprechende Zentriol steckt im Kern. Die Geißelbildung ist unterblieben. Das Askarispermium ist gewissermaßen auf einem embryonalen Stadium stehen geblieben, das bei anderen Formen in einzelnen Punkten sogar noch weiter zurück liegt. So kann — was sonst nirgends in der Spermiogenese vorkommt — nicht nur die Aufquellung zu einem Kern unterbleiben, sondern auch die Verschmelzung der Chromosomen zu einer Kugel. Die fünf bzw. sechs Chromosomen des *Ancyraacanthus*-Spermiums

bleiben stets getrennt — ja im Leben zählbar! Der Glanzkörper kann sich weniger weit entwickeln, indem entweder seine einzelnen Komponenten erhalten bleiben, oder die allgemeinste Form einer Kugel auftritt, die dann auch von der ganzen Spermatide beibehalten wird (vgl. Kapitel 13).

Was dabei aber besonders interessieren muß, sind die sporadischen Varianten des Zentriolenapparates, die wir wohl sicher als Reminiszenzerscheinungen deuten dürfen. Denn die Teilung der Zentren, die Desmose und die Geiselanlage, die keinen Anteil am fertigen Spermium nehmen, erinnern allzu lebhaft an die gleichen Vorgänge bei der Bildung der Flagellospermien. Aber auch sie werden hier aus unbekannten Ursachen heraus gehemmt. Vielleicht wird man die Spitzenstückbildung ebenfalls in die Reihe dieser Erscheinungen setzen dürfen.

Die besondere Erwerbung aber, die den Verlusten gegenübersteht, ist der Glanzkörper. Seine Bedeutung können wir allerdings im Gegensatz zu ähnlichen spezifischen Bildungen in atypischen Spermien nur ganz allgemein umschreiben. Sie ist sicher keine kinetische, liegt auch nicht in irgendeiner Erleichterung des Eindringens in das Ei. Aus seinem Schicksal im Ei, das wir im Kapitel 12 (Besamung und Befruchtung) näher kennen lernen werden, können wir nur entnehmen, daß er vielleicht irgendwelche im Eiplasma aktivierende Stoffe enthält.

Die Beweglichkeit des Spermiums scheint eine amöboide zu sein, bei der aber infolge des ganz allmählichen Fließens der ganzen Zelle die äußere Form kaum verändert wird. Die längeren, lebhaft sich bewegenden Pseudopodien aber, die man beobachten konnte, dürften durch die abnormen Untersuchungsbedingungen herbeigeführt worden sein, ähnlich wie wir im folgenden hören werden, daß Krustazeenspermien sich je nach der prozentualen Stärke einer KNO_3 -Lösung vom Kugelzustand in einen amöboiden überführen lassen.

Wir sind an der Hand der Askaris-Spermien zur Aufstellung eines Typus atypischer Spermien gekommen, der möglicherweise durch Rückbildung von einer höheren Stufe herabgesunken ist. Aufschlüsse hierüber vermöchte natürlich nur eine breit angelegte vergleichende Untersuchung zu geben, die vor allem die Frage nach dem Auftreten rudimentärer Geiseln prüfte. Daß solche Vorgänge bei spermiogenetischen Prozessen überhaupt existieren, beweisen uns die neben typischen Spermien vorkommenden oligopyrenen und apyrenen Spermien (siehe Kapitel 17). Aber auch die Spermien niederer Krebse (vor

allem Cladoceren) lassen ihren einfachen Bau am leichtesten durch Verlust erklären. Hier finden sich zum Teil Formen, die völlig undifferenzierte Zellen mit wohlgebildetem Kern und Nukleolus besitzen. Die äußerst sicheren Befruchtungseinrichtungen, bei denen die Samenzelle nur geringe Wege zurückzulegen hat, haben neben der ganz bedeutenden Herabsetzung der Quantität wohl sicher auch diese Reduktion im Gefolge.

Die atypischen Spermien der Dekapoden jedoch müssen wir als eine hiervon unabhängige Formengruppe betrachten, die wiederum selbständig sich von geiseltragenden Spermien ableitet, denn bei ihren Vorfahren, den Schizopoden, treffen wir meist noch solche an, nur vereinzelt tritt Geiselverlust ein (*Euphausia*). Hier scheint stets Geiselverlust und gleichzeitige Chitinbildung der Spermatide Hand in Hand zu gehen.

Dieses charakteristische Zellprodukt entsteht ähnlich der Glanzkörpersubstanz schon während der Reifeteilungen. In der jungen Spermatide eines Einsiedlerkrebses, den wir zu unserer Betrachtung wählen wollen, liegen größere, sich anders färbende Tröpfchen zwischen den kleineren Mitochondrienkörnern in der ganzen Zelle gleichmäßig verteilt (Fig. 52). Der nächste morphogenetische Prozeß besteht in einem Zusammenfließen dieser Tröpfchen zu einer beträchtlichen, den Kern bei weitem an Größe übertreffenden Kugel, die sich dicht an diesen legt. Die Zentralkörper, die sich nach der 2. Reifeteilung in zwei geteilt haben, wandern zwischen die beiden und stellen sich in der Längsachse der sich gleichzeitig streckenden Spermatide ein. Die Streckung beruht in erster Linie in einer solchen des Chitintropfens, dem der allmählich seinen Inhalt verflüssigende, zunächst noch etwas breitgedrückte Kern etwas später hierin folgt. Das Mitochondrien führende Plasma überzieht ihn stets in einer dünnen Schicht, seine Hauptmasse nimmt ringförmig die Zone zwischen Kern und Chitinblase ein. Diese Dreiteilung und die Zentriollage sind typisch für das Dekapodenspermium.

Die weiteren Veränderungen seien getrennt betrachtet. Der Kern verlängert sich zu einem spitzen, kegelförmigen Gebilde, dessen Form durch ein kompliziertes Fibrillensystem garantiert wird, das entsteht, indem die Mitochondrientröpfchen zu kurzen Bändern zusammenfließen, diese sich quer orientieren und Spiralen bilden, die den ganzen Kopf überziehen. Ein Teil von ihnen aber liefert drei Längsfibrillen, die die Spiralwindungen untereinander verknüpfen.

Auch von den übrigen Mitochondrien geht ein großer Teil in Fibrillen auf. Diese aber geben drei merkwürdigen langen fadenförmigen Plasmaauswüchsen, die zwischen Kopf und Chitinblase hervorsprossen, ihre Stütze.



Fig. 52. Entwicklung der Spermatozoen des Einsiedlerkrebses.
Gelb die chitinartige Substanz. Nach Koltzoff.

Von den Zentralkörpern erhält sich der proximale ziemlich unverändert, der distale aber — mit ihm anfangs durch eine breite, aber kurz bleibende, bandförmige, später fädige Desmose verbunden — wächst stark heran und läßt hierbei einen runden inneren und einen zylindrischen äußeren Abschnitt unterscheiden; beide aber ragen tief in die Chitinblase hinein. Wir werden bei der Erörterung der

Funktion der einzelnen Teile auf die weitere komplizierte Struktur dieses Gebildes zurückkommen.

Die in die Länge gestreckte Schwanzblase oder Chitinkapsel, wie man den definitiven Zustand der zusammengeflossenen Chitinteile nennt, bildet eine Röhre um dieses Zentriolderivat. Ein besonderer Chitintropfen gleitet längs der Blasenwand nach hinten, und sinkt, gegenüber den Zentriolen angelangt, in die Tiefe. Seine Wandung aber verdichtet sich zu einem Rohr.

Damit hat das Spermium seine Reife erhalten. Es fehlt ihm ein Spitzenstück völlig, die früher dafür gehaltene Schwanzblase ist anderer Natur. Der Kopf ist vorhanden, das Verbindungsstück und ein distales Zentriolderivat ebenfalls, nur hat es keine Geißel zu bilden vermocht, sondern einen anderen Apparat, ebenfalls motorischer Natur, verbunden mit einer weiteren atypischen Einrichtung — der Chitinkapsel. Diese und die drei Fortsätze des Halses sind von spezieller befruchtungsphysiologischer Bedeutung. Die Unfähigkeit Geißeln zu bilden, scheint aber in irgend einer Weise veranlaßt zu sein durch die Existenz des Chitins, denn auch die homologen Bildungspotenzen des Flimmerepithels fehlen dem Körper der Chitin bildenden Arthropoden völlig.¹

Als weitere Objekte, um den prinzipiell gleichen Bauplan (bei verschiedener spezieller Ausbildung) der Krustazeenspermien zu studieren, sei unser Flußkreb und die Crevette genannt. Die Spermien des ersteren sind durch merkwürdige radspeichenartige Fortsätze ausgezeichnet, ähnlich denen am Hals der Paguridenspermatozoen. Der Kern und die Chitinkapsel aber bleiben niedrig, ersterer besonders wird zu einer flachen, wenig gewölbten Scheibe, auf diese folgt ein ebenfalls flacher plasmatischer Teil, in den die Mitochondrien eingegangen sind und der die ziemlich starren Fortsätze, etwa 20 an Zahl, ausschickt. Die Schwanzblase, die ebenfalls aus Chitintröpfchen zusammenfließt, ist napfförmig gestaltet und zum Teil in den Körper des Spermiums eingesenkt, zum Teil ragt sie plastisch über ihn hervor und zeigt dort radiäre Rillen. Deutlich ist die runde Öffnung in der Blase zu beobachten. Auch hat man die beiden Zentralkörper in die gleiche Zone wie bei Pagurus eingehen sehen. Die

¹) Wenn bei den Insekten dennoch geißelbildende Spermien auftreten, so widerspricht dies einer solchen Beziehung vielleicht doch nicht, denn eine Chitinbildung in der Samenzelle unterbleibt dort völlig. Die Myripodenspermien allerdings, die ebenfalls chitinartige Substanz enthalten sollen, aber Geißeln bilden, würden schlecht hierzu passen.

Homologie zwischen beiden ist also eine vollständige, wenn auch auf den ersten Blick schwer zu erkennende, und in der Literatur lange verkannte (Fig. 53).

Diese Betrachtungsweise, die geradezu mit der Methotik der vergleichenden Anatomie arbeiten kann, und wie diese zur Klärung

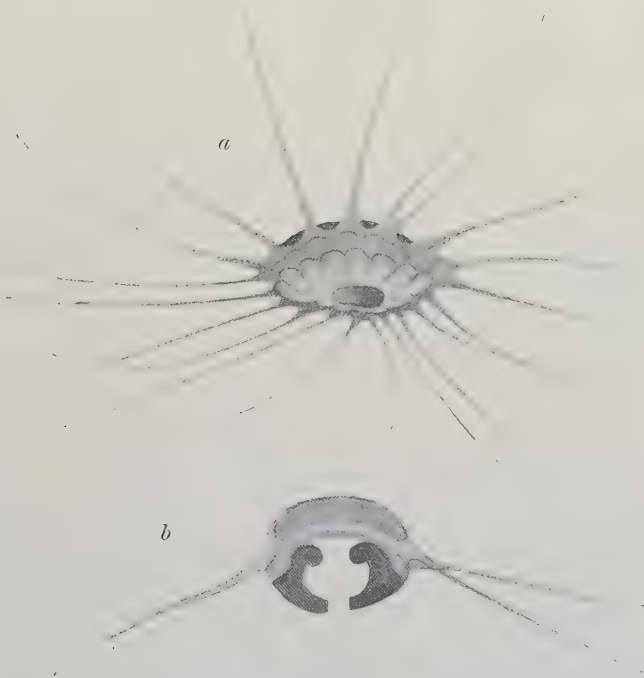


Fig. 53. Spermium des Flußkrebsses. *a* schräg von unten gesehen;
b im Querschnitt. Kernsubstanz grau, Chitinkapsel schwarz.

Nach Hermann.

eine vergleichende Embryogenese heranziehen soll, macht dieses Gebiet der Zellenlehre so reizvoll. Darum seien noch der Spermio-genese der Cariden einige Zeilen gewidmet. Die Form des Spermiums ist hier die eines Nagels mit relativ großem plattem Kopf. Der Kern ist stark abgeplattet worden ähnlich den Verhältnissen bei *Astacus*. Ihm liegen die Mitochondrien als kompakte Masse dicht an, der Chitinteil bildet eine Kappe, die den Kern zur Hälfte umgreift und sich auch über den Schwanzstachel fortsetzt.

Dessen Hauptmasse aber ist hier von Zentriolnatur. Wie für Dekapoden typisch, hatten sich nämlich die Zentriole hinter dem Kern eingestellt und der distale Teile ist allmählich zu dem langen spitzen Gebilde ausgewachsen. Vom Hals abgehende plasmatische und mitochondriale Fortsätze aber fehlen (Fig. 54). Es besteht also auch hier eine vollkommene Homologie.

Die spezifischen Strukturen dieser Spermien, also die Halsfortsätze, die Schwanzkapsel und die darin verborgenen Zentriol-derivate, verlangen eine funktionelle Deutung. Die Spermien sind

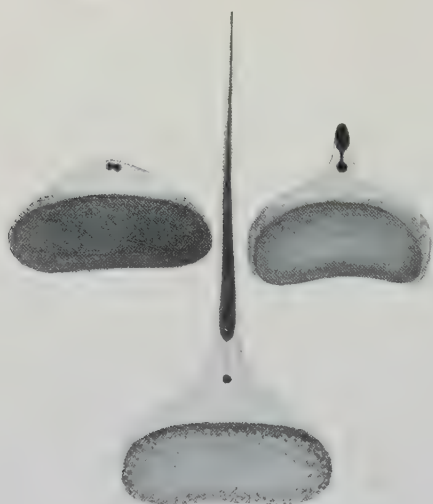


Fig. 54.

Entwicklung des Caridenspermiums.
Nach Spitschakoff.

in Wasser entleert völlig unbeweglich, es handelt sich vielmehr, wie sich bei künstlicher Besamung herausstellte, lediglich um Einrichtungen, die das Eindringen der Zelle in das Ei ermöglichen oder erleichtern. Berührt zufällig einer der Halsfortsätze des Paguridenspermiums das Ei, so haftet dieses Ende sofort daran fest, ob rein mechanisch infolge der Porosität der Eioberfläche oder durch eine wirkliche Klebmasse, bleibt hiebei unentschieden. Sobald ein anderer Fortsatz des nun schwankenden Spermiums den Boden berührt, klebt auch er. So wird es stets zunächst so orientiert, daß der Kopf dem Ei zugewendet

ist. Hierauf verkürzen sich die drei Füße, so daß er am Ei anstößt.

Die Einwanderung des Kopfes in das Ei aber wird durch eine nun eintretende Explosion der Kapsel gefördert; diese schießt nach hinten und der Kopf wird durch den Gegenstoß nach vorne getrieben. Der kolbige Teil des Zentralkörperapparates schnellte nach rückwärts und offenbart hierbei eine Spiralstruktur, die in ihrem dicht zusammengedrängten Zustand wahrscheinlich der Sitz einer beträchtlichen elastischen Energie war. Die Flüssigkeit zwischen der äußeren und inneren Kapselwand zeigt sich stark quellbar, sie schwillt an und bewirkt, daß die Kapsel sich nach vorne umstülpt, so daß die innere Wandung des Rohres nach außen kommt und die hintere kreisrunde Öffnung stark erweitert nach vorne gestreift wird. Laufen diese

Veränderungen genügend schnell ab, so macht das Spermium hierbei einen heftigen Sprung.

Kapsel, Zentriolspirale, Halsfortsätze bleiben dann als nicht weiter wertvoll außerhalb des Eies und gehen zugrunde. Eine planmäßige ähnliche Untersuchung für anders gebaute Krustazeenspermien fehlt leider. Schon bei anderen den Paguridenspermien noch sehr ähnlichen Samenzellen verläuft aber bereits der Explosionsvorgang sehr abweichend.

Die Mannigfaltigkeit der atypischen Spermatozoen ist damit noch lange nicht erschöpft. Wie ganz andere Formen treten uns bei Myriopoden und Spinnen entgegen! Es würde zu weit führen, die komplizierte Reihe von Formveränderungen am Kern und den Mitochondrien darzulegen, die endlich die merkwürdigen Geißel tragenden Doppelhüte der ersteren entstehen läßt. Bei Spinnen kann hinwiederum die Geißel stark reduziert an einem scheibenförmigen Gebilde sitzen oder sie ist wohlausgebildet und die definitive Form des Spermiums wird durch eine Einrollung der an sich ziemlich normalen Zelle herbeigeführt (Fig. 55).

Neben dem Interesse, das die Darlegung der Beziehungen dieser Komplikationen zur Besamungsphysiologie und die Zurückführung der Konstruktion auf das typische Spermium besitzt, stellt dieses Kapitel der Zellenlehre, wie wir schon im vorangehenden Abschnitt erörterten, einen reichen Quell für die Erkenntnis allgemeiner Gesetzmäßigkeiten im Zellgeschehen dar. Das Studium der tropischen und taktischen Erscheinungen an den Zellkomponenten und das Problem der Zellform finden auch hier bedeutsame Materialien. Waren es ja gerade die Krustazeenspermien, die uns zum ersten Male einen klaren Einblick in die Bedingungen der Zellgestalt gewährten. Denn in ganz ähnlicher Weise, wie wir es schon bei Paludina-Spermien gesehen haben, läßt sich für sie die Abhängigkeit der Form vom osmotischen Druck nachweisen. In verdünntem Seewasser werden die sternförmigen Fortsätze eines Inachus-Spermiums unter Quellung der ganzen Zelle eingezogen,

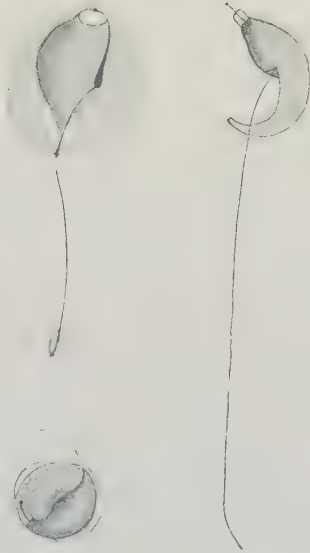


Fig. 55.
Entstehung eines Spinnen-
Spermiums durch Einrollung.
Nach Bösenberg.

bis diese Kugelgestalt erreicht hat, in konzentrierterem strecken sie sich wieder aus. Die Elastizität des Zellskeletts ist hier eine ganz außerordentliche. In anderen Fällen führt eine solche erzwungene Abkuglung zu nicht wieder gut zu machenden Defekten.

MATERIAL UND TECHNIK

Hoden von Tysanozoon, Askaris, Paguriden, Astacus, Palaemon.

Die zwittrigen Thysanozoon, die wir auch später noch zum Studium der Eireifung heranziehen werden, sind von der Zoologischen Station in Neapel fixiert zu beziehen. Die geeignetste Zeit hiezu ist der Sommer. Zu empfehlen ist Flemmingsches Gemisch. Zu einer guten Fixation ist nötig, die Tiere in einige Stücke zu schneiden.

Die Askaris-Hoden fixiere man mit Carnoyscher Flüssigkeit. Leider trifft man fertige Spermien in ihnen nur sehr selten, wohl aber alle Stadien der Glanzkörperbildung. Um das ausgebildete Spermium zu studieren, suche man daher die Befruchtungszone im weiblichen Tier auf, wo sie stets zu finden sind (vgl. Kap. 12).

Pagurus-Hoden muß man am Meer sammeln und mit Sublimat 5% Eisessig fixieren. Das Sublimat kann hierbei in Süß- oder Seewasser gelöst sein. Eisenhämatoxylin. Man untersuche die Histogenese der Spermien womöglich auch im Leben, ebenso beim Flußkrebs, der im Herbst reif ist. Bezüglich zellphysikalischer Versuche lese man Koltzoffs technische Angaben. Die Entwicklung der Caridenspermien ist schwer zu studieren, man wird sich im allgemeinen auf die Betrachtung reifer Samenzellen beschränken müssen, da die Elemente sehr klein sind. Palaemon ist sehr leicht zu verschicken und im Binnenland zu halten.

Literatur

- Bösenberg, M.** *Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Arachnoiden.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 21. 1905.
- Gilson, G.** *Étude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes.* La Cellule, vol. 1, 2, 4. 1885, 1886, 1888.
- Koltzoff, N. K.** *Studien über die Gestalt der Zelle. 1. Untersuchungen über die Spermien der Dekapoden als Einleitung in das Problem der Zellengestalt.* Arch. mikr. Anat. Bd. 67. 1906.
- Korschelt, E.** *Über Morphologie und Genese abweichend gestalteter Spermatozoen.* Verh. d. Z. Ges. 1906.
- Mayer, A.** *Zur Kenntnis der Samenbildung bei Ascaris megaloccephala.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. 25. Bd. 1908.

- Ottinger, R.** *Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Myriopoden. Samenreifung und Samenbildung bei Pachyiulus varius Fabr.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 3. 1909.
- Reinhardt, L.** *Zum Bau der Spermien und zur Spermatogenese von Potamobius leptodactylus.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 10. 1913.
- Retzius, G.** *Zahlreiche Studien in seinen „Biologischen Untersuchungen“.*
- Romieu, M.** *La spermiogénèse chez l'Ascaris megalocephala.* Arch. f. Zellforsch. 6. Bd. 1911.
- Spitschakoff, Th.** *Spermien und Spermiohistogenese bei Cariden.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 3. 1909.
- Waldeyer, W.** *Die Geschlechtszellen.* Im Handb. vergl. u. exp. Entw. d. Wirbeltiere von O. Hertwig. 1. Bd. 1. Hälfte. 1906.
- Zelinka, C.** *Die Spermatozoen der Echinoderen und ihre Genese.* Verhandl. d. VIII. internat. Zoolog. Kongr. zu Graz. Jena 1912.
-

7. Kapitel

Der Kern des wachsenden Eies

Wir haben bisher die Wachstumsperiode der Ovocyte der der Spermatocyte völlig gleichgestellt, nur betont, daß die erstere beträchtlich länger dauert und eine viel größere zur ersten Reifeteilung bereite Ovocyte erzeugt. In einem Punkte geschah dies jedoch nicht

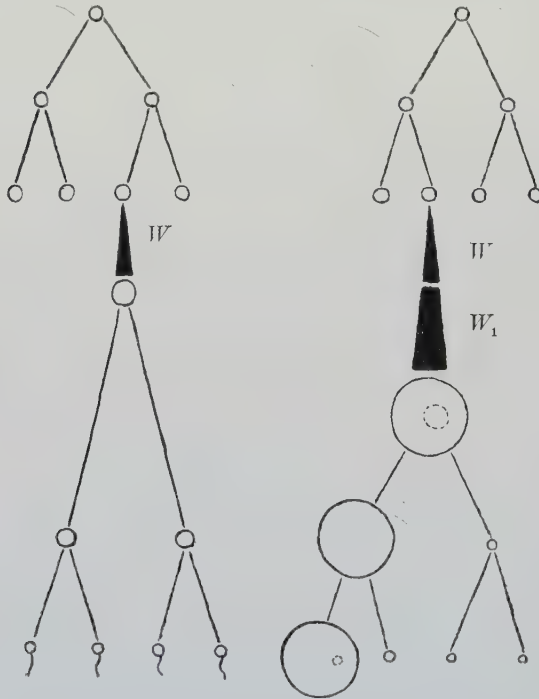


Fig. 56. Schema der Geschlechtszellphasen in Hoden und Ovar, links Hoden, rechts Ovar.
W = Wachstumsperiode. Original.

ganz mit Recht. Wir müssen die Wachstumsperiode der Ovocyte in zwei Unterabteilungen zerlegen, von denen nur die erste sich mit dem Wachstum der Spermatocyte deckt. Die Kernverhältnisse der letzteren haben uns dazu geführt, diese Periode als eine nur den speziellen Bedürfnissen des Reifeteilungsmechanismus angepaßte, sonst aber normale Teilungsvorbereitung anzusehen. Auf eine — nicht sehr weitgehende — Lockerung der bivalenten Chromosomen erfolgte eine langsame, aber

ständig fortschreitende Kondensation derselben, die so unmittelbar in die 1. Mitose selbst übergingen.

Im Ovar ist etwas Entsprechendes nicht der Fall. Jene geringe Oberflächenentfaltung des Chromosoms, die genügt, das kleine Wachs-

tum der Spermatocyte zu erreichen, vermag auch im Ovar nicht mehr zu leisten. Das eigentliche Eiwachstum aber, das weit darüber hinausgeht, muß durch Chromosomengeschehnisse ermöglicht werden, die im Hoden fehlen. Die Teilungsvorbereitung, die im Pachytänstadium bereits erreicht ist, muß geopfert werden und einer erneuten, dieser gerade entgegenarbeitenden funktionellen Entfaltung weichen¹ (Fig. 56).

Zwei Mittel stehen hier zur Verfügung, Wachstum der Tetrade und Lockerung des Chromatins. Beide Faktoren können in mannigfacher Form verquickt sein und im extremen Fall bis zu einer völligen Auflösung der Tetradenstruktur führen. Im Gegensatz zu den Stadien der Chromosomenkonjugation ist hier der Platz zu mannigfachen individuellen Bildungen.

Nicht selten sind die Objekte, bei denen sehr leicht ein stetes Vorhandensein der Tetraden im wachsenden Ei zu konstatieren ist. Kaum verändert in ihrem Bau, nur an Volumen beträchtlich zunehmend, können wir sie z. B. in den meisten Seeigel- oder Seesterneiern finden. Die Bukettschleifen bei *Asterias glacialis* sind noch viel kleiner als die Tetraden unserer jüngsten Figur (Fig. 57). Nach dessen Auflösung sind im Liningerüst des Kernes 18 — allerdings auf diesen Stadien nicht zu zählende — meist U-förmige oder 8förmige Elemente gleichmäßig zerstreut. Dies bleiben sie auch, wenn das Kernvolumen sich um ein Vielfaches vergrößert, aber sie nehmen ebenfalls an Größe bedeutend zu. Der Längsspalt der umgeklappten Schenkel wird dabei vielfach deutlicher. Erst wenn das Ei sich der Teilung nähert, erfolgt eine Reduktion der Größe, die teils auf Kondensation des Chromatins, teils auf Abstoßung kleiner, nukleolenartiger Tröpfchen beruht.

Man hat gerade bei diesen Tieren die Annahme vertreten, daß im wachsenden Eikern die Kontinuität des Chromosoms unterbrochen wird und die Tetraden kurz vor der 1. Reifeteilung aus dem stets im Kern in der Einzahl vorhandenen Nukleolus völlig neu entstehen. Diese Anschauung ist irrig, denn einmal können wir eben die Tetraden bei geeigneter Färbung zu jeder Zeit neben dem Nukleolus darstellen, und dann sind die Zustände, die als Neubildung gedeutet wurden, auf andere Weise zu erklären. Wenn die Tätigkeit der an

1) Gelegentlich kommt auch im Hoden eine Auflösung der Tetrade vor, vgl. Lygaeus im Kapitel: Geschlechtsbestimmende Chromosomen; meist aber nur, wenn auch ein bisher unerklärtes bedeutend gesteigertes Wachstum erfolgt, wie bei den Myriopoden, wo vollkommen eiähnliche Spermatocyten gebildet werden.

der Kernmembran auftretenden Strahlung diese löst, so geraten Tetraden und Nukleolus in den gleichen Wirkungskreis. Bei letzterem äußert sich dies, indem er sich birnförmig nach der Strahlung hin auszieht und hierbei Teile seiner Substanz abstößt. Diese dürfen aber mit den in nächster Umgebung liegenden persistierenden Te-



Fig. 57. Wachsende Seesterneier (*Asterias glacialis*). Nach Buchner.

traden nicht verwechselt werden. Zu ähnlichen Beobachtungen über neben dem Nukleolus vorhandene Tetraden kann *Piscicola* herangezogen werden (Fig. 58).

Als Zustand ganz besonderer Oberflächenvergrößerung sind die Tetradentypen von großem Interesse, die man als Bürstenchromosome zu bezeichnen pflegt. Sie finden sich mit wenigen Ausnahmen (so

den Sagitten und Echinaster, einem Seeigel mit ganz besonderem Eiwachstum und Dotterreichtum) nur bei Wirbeltieren (Amphibien, Selachier, Fische, Vögel). Ein klassisches Objekt sind die Haie (Fig. 59). Auf ein normales leptotänes und pachytänes Bukettstadium folgt ein beträchtliches Eiwachstum. Nach der Auflösung des Buketts wird der Längsspalt — bzw. die Chromosomengrenze — zu

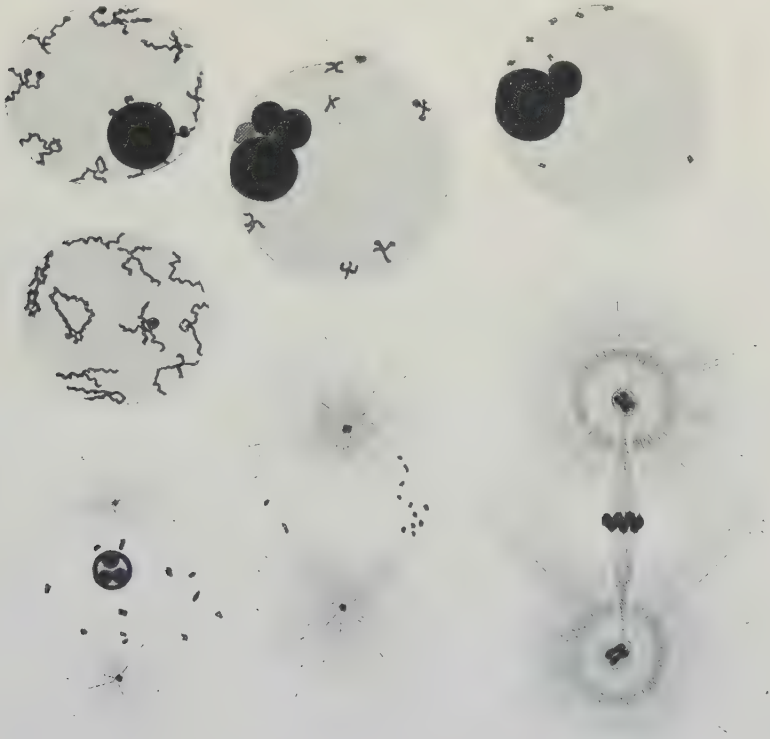


Fig. 58. Eikerne von *Piscicola* mit Tetraden und Nukleolus.
Ausbildung der 1. Reifeteilung. Nach Jörgensen.

einem weit klaffenden Spalt; wir bezeichnen solche, natürlich schon eine Unterdrückung der Teilungsvorbereitung darstellende Kerne als diplotäne. Auf diese folgen strepsineme Stadien, d. h. die beiden Chromosomen umschlingen sich mehrfach, so daß zopfartige Figuren entstehen. Wenn aber der Kern noch um Weniges gewachsen ist, so schwindet jede Andeutung einer paarweisen Zusammengehörigkeit der Fäden und jeder macht selbständig die sogenannten lampenbürstenartigen Zustände durch. Diese beginnen, indem das Chro-

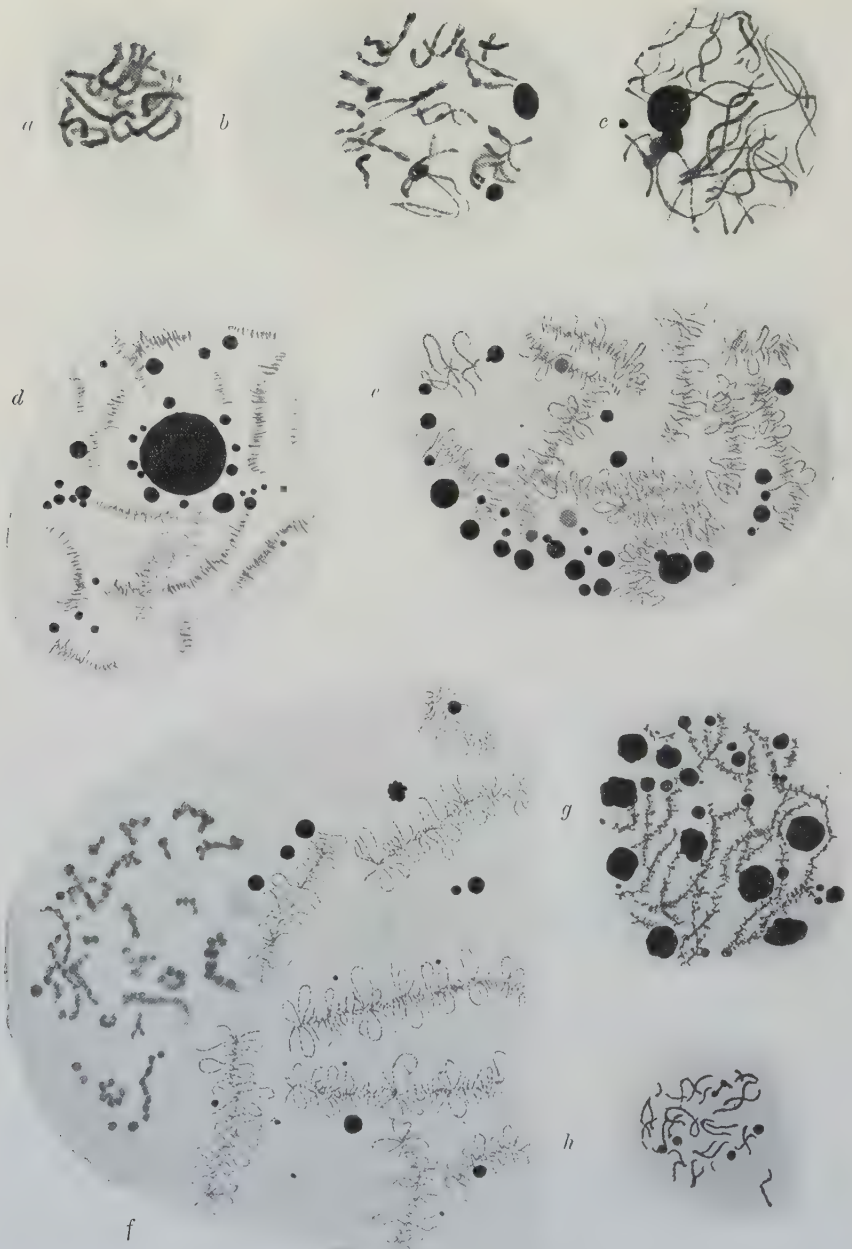


Fig. 59. Chromosomen und Nukleolen des wachsenden Selachiereies.
a pachytänes Bukettstadium; *b*—*f* Entfaltung der Bürstenchromosomen;
g, *h* Verkleinerung der Chromosomen vor der 1. Reifeteilung.
Nach Maréchal.

matin erneut innige Beziehungen zum Liningerüst eingeht. Dabei wird die Kontinuität des Fadens aufgegeben und das Chromosom in eine Anzahl wechselnd lange querverlaufende Fäserchen aufgelöst. Charakteristisch ist nun besonders, daß in der Folge ein Teil dieser Fasern, die besonders langen, wieder umbiegt und zur Achse des Chromosoms zurückkehrt. Auf diese Weise entsteht eine Kette von größeren Schleifen, unterbrochen von kleineren und ganz kleinen Chromatinfädchen. Es leuchtet ein, daß so der Kerninhalt unter Erhaltung der Chromosomenindividuen doch eine dem Ruhekern sehr nahe kommende Energie erreicht. Die erneute Teilungsvorbereitung, d. h. Verkleinerung des Chromosoms, wird hierbei natürlich besonders sinnfällig. Die Ausläufer werden einbezogen, die zackige Oberfläche schwindet immer mehr, endlich liegen winzige Chromatinfädchen nun im zentralen Teil des Kernes vereinigt. Mit zunehmender Verkleinerung wird die paarweise Zusammengehörigkeit der Chromosomen wieder deutlicher, sie legen sich mit den Enden etwas aneinander oder umschlingen sich teilweise aufs neue.

Eine sehr große Rolle bei der Teilungsvorbereitung spielt auch hier die Abstoßung überschüssigen Chromatins in Nukleolenform (Abschmelzungsnukleolen), die bei der Auflösung des Kernes zugrunde gehen.

Wenn wir oben eine Neubildung des Chromosoms aus Nukleolarsubstanz in Abrede stellten, so ist damit nicht gesagt, daß die Kontinuität der Tetrade im Ovocytenkern stets eine sichtbare bleibt. Die Individualitätshypothese wird aber dadurch nicht mehr beeinträchtigt, als durch die Schwierigkeiten, die ihr jeder ruhende Kern bereitet. Es ist daher nicht einzusehen, warum von mancher Seite gerade für diese Kerne eine morphologisch nachweisbare Persistenz der Tetraden als eine Notwendigkeit angesehen wird.

Die völlige Auflösung der Tetraden scheint nicht selten vorzukommen. Ein leicht erreichbares Objekt stellen die Grylleneier dar (Fig. 60). Nach Aufgabe der polaren Orientierung liegen die Tetraden unregelmäßig im Kern verteilt und beginnen etwas heranzuwachsen. Ihr Bau wird jedoch bald ein mehr lockerer, feinkörniger, der Längsspalt schwindet und das Ganze wird allmählich desorganisiert. An Stelle der Tetrade finden sich wolkige Ansammlungen von Chromatin, die immer undeutlicher werden und im Kern nahezu aufgehen. Ein völliger Schwund der Tetrade findet sich z. B. auch bei den Patellen.

Daß jedoch in solchen Fällen nun nicht etwa nur die Individualität des Chromosoms, sondern auch die der Tetrade erhalten

bleibt, wird dadurch wahrscheinlich, daß nie neue Konjugationsstadien die Ausbildung der in die Teilung eingehenden Tetraden einleiten, sondern diese sich als solche in der Folge wieder herausdifferenzieren.

Die chromosomale Substanz ist aber nicht die einzige, die beim Eiwachstum unter Umständen eine besondere Mächtigkeit entfaltet. Viel sinnfälliger ist eine solche der Nukleolarsubstanzen. Hier ist die Variabilität der Erscheinung eine noch viel größere als bei dem Verhalten der Chromosomen.

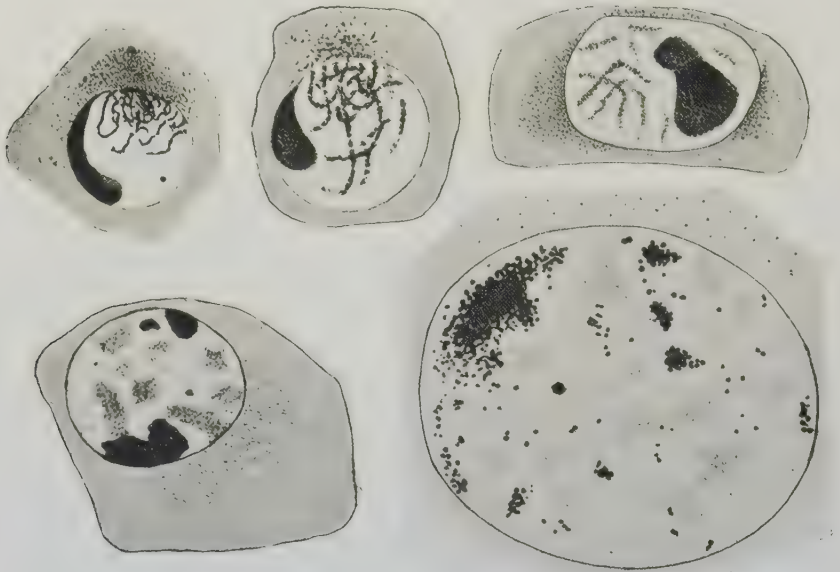


Fig. 60. Chromosomen und Nukleolarapparat im wachsenden Gryllenei.
Nach Buchner.

Über die physiologische Rolle der Nukleolarsubstanz im Eikern aber können wir uns gerade ob dieser in kein System zu ordnenden Variabilität keine schärfer zu begrenzende Vorstellung machen. Zunächst scheint es, als ob die quantitative Entfaltung der Substanz direkt proportional dem Funktionsgrad des Eikernes sei. Die dotterarmen Echinodermen besitzen einen nicht sehr großen Nukleolus, dotterreiche Verwandte eine Unzahl von Nukleolen; auf Kosten von Nährzellen wachsende Eier (vgl. Kapitel 9) besitzen kleine, nukleolenarme Kerne. Die dotterreichen Amphibien-, Selachier- oder Fisch-eier entfalten reiche Massen an Nukleolarsubstanz, die Nukleolen der klein bleibenden Trematodeneier unterscheiden sich dagegen nur

wenig von denen der entsprechenden Spermatocyten. Daneben aber kommt es vor, daß einander verwandtschaftlich sehr nahestehende und an Dotterreichtum, Ei- und Kerngröße gleiche Eisorten sich bezüglich ihrer Nukleolen weitgehend unterscheiden.

Der soeben aufgestellten Proportion würde dies nur dann keinen Abbruch tun, wenn die gleiche morphologische Struktur und färbetische Reaktion sich nicht stets deckt mit einer gleichen chemischen Beschaffenheit und physiologischen Leistung. Und dies ist in der Tat höchst wahrscheinlich der Fall. Besonders führen zu einer solchen Annahme die Resultate von Verdauungsversuchen, wo sich anscheinend gleichgeartete Nukleolen als dauernd unverdaulich, als sofort oder erst nach längerer Zeit verdaulich herausgestellt. Wir haben schon im ersten Kapitel die Ansicht zurückgewiesen, daß die Nukleolen wertloses Stoffwechselprodukt darstellen, für die Einukleolen gilt dies in besonderem Maße. Sicherlich ist in ihnen ein während des Wachstums der Zelle besonders funktionierender Bestandteil zu sehen. Als funktionelle Strukturen sind die, in der Folge zum Teil noch genauer zu beschreibenden jedesmal von Volumenzunahme begleiteten Bilder körnigen Zerfalls, flächenhafter Ausbreitung an der Kernoberfläche, Vergrößerung zu band- und ringförmigen Gebilden, Vakuolisierung und weitgehende Knospenbildung anzusehen.

Im Gegensatz zu den Nukleolen der somatischen Zellen sind die Einukleolen fast durchweg basichromatisch, also Chromatinnukleolen schlechtweg. Dieser Umschwung geht merkwürdigerweise Hand in Hand mit einem ebensolchen an den Chromosomen. Diese färben sich — auch relativ kondensiert — im wachsenden Eikern stets oxychromatisch, also mit Plasmafarbstoffen. Welches die Bedeutung dieses konstanten merkwürdigen Reaktionswechsels ist, ist bis jetzt unbekannt.

Allgemein besitzt eine junge Ovocyte, etwa zur Zeit des Bukettstadiums, nur einen, höchstens zwei Nukleolen. In einer großen Anzahl von Fällen bleibt es bei der Einzahl; wir nennen solche Eier mononukleäre Eier. Die meisten Echinodermen, viele Coelenteraten, Würmer, Mollusken, Säugetiere usw. besitzen solche. An diesen Nukleolen ist dann ein dem Kern ungefähr proportionales Wachstum zu konstatieren, das unter Umständen mit einer wechselnd starken Vakuolisierung verknüpft ist.

Die Möglichkeit einer größeren Massenentfaltung wird erst in polynukleolären Kernen gegeben. Es ließen sich leicht alle Grade einer allmählichen Steigerung der Nukleolenzahl bis zu extremen

Fällen zusammenstellen, wie wir einen in der *Patella coerulea* betrachten wollen (Fig. 61).

Diese bietet uns auch Gelegenheit, Amphinukleolen kennen zu lernen, d. h. solche, die sich aus zwei Substanzen, einem Plastinanteil und einem basichromatischen Anteil zusammensetzen. Ferner liegt hier wahrscheinlich die seltene, aber bei Mollusken weiter verbreitete Tatsache vor, daß der überwiegende Teil des Nukleolar-

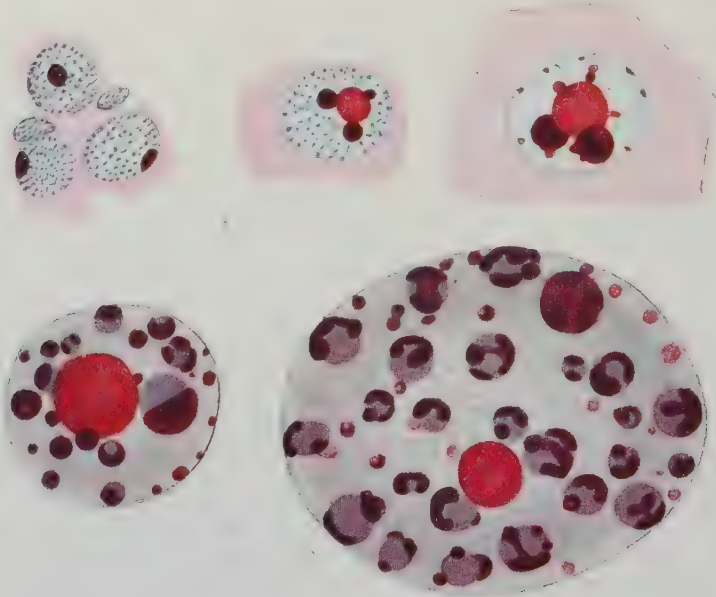


Fig. 61. Die Nukleolen eines wachsenden Patellen-Eies; der älteste Eikern ist oberflächlich dargestellt. Nach Jörgensen.

apparates aus Plastin besteht. Mittels der Zimmermannschen Nukleolenfärbung tingieren sich letztere blau, die basichromatischen Teile aber rot.¹ Die jüngsten Ovocyten besitzen einen roten primären Nukleolus, den wir heranwachsen und während der ganzen Wachstumsperiode erhalten sehen. Neben diesem aber treten frühzeitig teils unabhängig von ihm an der Kernmembran, teils als kleine Knospen am Primärnukleolus sekundäre Nukleolen auf. Diese färben sich heller und dunkler rot, wachsen heran und differenzieren sich

1) Die Deutung der Farbreaktion gilt zunächst nur für diese Objekte und ist durch den Vergleich mit dem Ausfall anderer Reaktionen auf Chromatin und Plastin gesichert. In anderen Fällen soll die Mischung „Chromatin blau, Nukleolen rot“ färben.

bald in Amphinukleolen, indem sie eine ausgesprochen blaue Färbung annehmen und nur noch chromatische Kappen mannigfacher Form aufsitzen haben. Auch späterhin treten stets neu im Kernsaft noch rote Nukleolen auf. Die große Anzahl von Nukleolen, die so entsteht, lagert sich peripher, wir können daher von wenig ausgeprägten Randnukleolen sprechen.

Denn es gibt solche, die eine viel innigere Beziehung zur Kernoberfläche eingehen. Die Nukleolen eines Amphibieneies, etwa von Triton, liegen als Kugeln dicht unter der Kernmembran (Fig. 62), oder schmiegen sich, z. B. bei Knochenfischen, so dicht an diese, daß sie zu linsenförmigen Gebilden zerfließen.

Als ganz spezialisierte Randnukleolen müssen wir die der Sargitten bezeichnen. Jungen Oocytenkernen sitzen die Nukleolen völlig äußerlich als Kappen auf. Später fließen sie auseinander, die rundlichen Gebilde werden polygonal und vielzackig; sie sondern sich dann in zwei verschiedene Zonen, eine schwächer gefärbte, der



Fig. 62. Randnukleolen eines jungen Triton-Eies.
Original.

Kernmembran eingelagerte Nukleolargrundsubstanz und die in diese eingebetteten stark färbbaren unregelmäßig verästelten Nukleolen. Da die Kernoberfläche mehr wächst, als deren Volumen, werden sie immer weiter voneinander entfernt, die Grundsubstanz aber schwindet ganz. Daneben kommt im Innern des Kernes ein weiterer völlig selbständiger Nukleolus vor, über dessen Reaktion keine Angabe vorliegt. Die der Randnukleolen ist hier wie bei den Amphibien und Fischen eine basichromatische (Fig. 63).

Um noch zwei weitere Beispiele aus der Variationsfülle herauszugreifen, sei auf die Vorgänge, die im Selachierei und im Gryllenei ablaufen, hingewiesen. Die wenigen Nukleolen, die in ersterem anfangs vom Bukettstadium her im Kern liegen, sammeln sich nach

einiger Zeit an einer Stelle in der Nähe der Membran (vgl. hierzu Fig. 59, S. 110). Bald treten zahlreiche kleinere um sie herum auf, so daß eine Kalotte reichlich von ihnen erfüllt ist. In der Folge bekommen sie sehr wechselndes Aussehen, einige bleiben stark färbbar, andere werden vakuolisiert und unregelmäßig begrenzt. Dies sind Anzeichen eines merkwürdigen nun eintretenden Zerfalls in ziemlich breite, höckerige Bänder, die nicht mit Chromosomen zu verwechseln

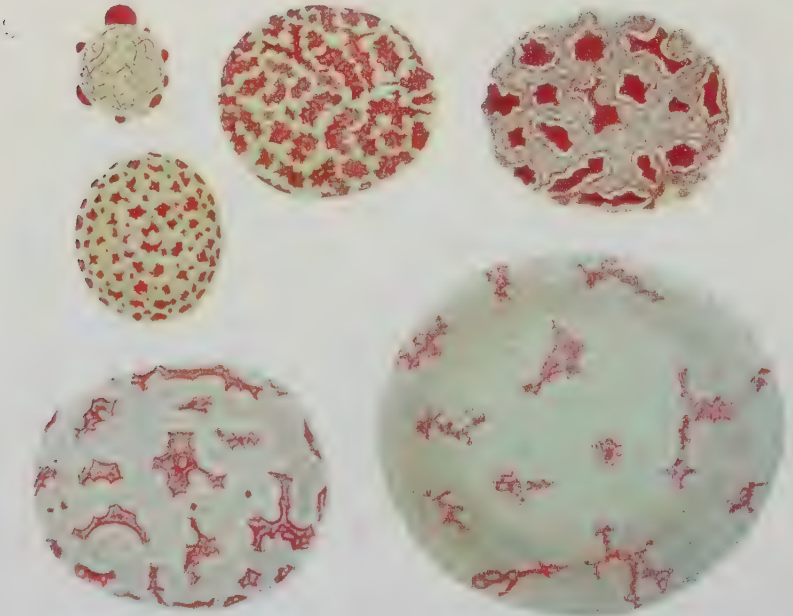


Fig. 63. Nukleolen des wachsenden Sagitteneies. Nach Jörgensen.

sind. Sie sind der allmählichen Auflösung verfallen und werden abgelöst von einigen wenigen sehr stark heranwachsenden Nukleolen, die später wieder in viele Teile zerfallen. Die Nukleolarsubstanz ist also unter Umständen starken rhythmischen Veränderungen unterworfen.

Im Gryllenei (vgl. hierzu Fig. 60, S. 112) bietet zeitweise die Nukleolarsubstanz so merkwürdige Bilder, daß man sie vorübergehend — wohl mit Unrecht — als Analogon anderer Dinge (Giardinascher Ring oder Heterochromosom; Kapitel 9 und 16) angesehen hatte. Sie ist schon in den Ovogonien hautartig der Kernmembran angedrückt und behält diese Tendenz, nachdem sie sich während der Vermehrungsteilungen lange der Auflösung gegenüber resistent erwiesen, auch während der Bukettstadien bei. Sie scheint hier in ähnlicher Weise

wie die Chromosomen unter Umständen unter den Einfluß des orientierenden Zentriols zu kommen. Schon zu dieser Zeit lockert sich die Struktur in Granula und wenn die Tetraden sich, wie wir es oben gesehen, allmählich auflösen, zerfällt der Körper in mehrere Teile, unregelmäßig begrenzte Körnchenhaufen, die in ihrem Innern meist ein nukleoläres festeres Zentrum besitzen. Die Granula — weit unter Nukleolengröße — aber zerstäuben in der Folge und erfüllen dicht gedrängt den ganzen Kernraum; dieser Nukleolenstaub färbt sich intensiv chromatisch.

Eine solche Reihe von Beispielen dürfte genügen, um einen Einblick in die Fülle wechselnder Einzelheiten in der Geschichte der Einukleolarsubstanz zu gewähren. Die Überzeugung, daß es sich um die verschiedensten physiologischen Prozesse handelt, durch die diese Strukturen bedingt sind, wird daraus unmittelbar hervorgehen. Wir haben die Darstellung beider Strukturen, Nukleolen und Chromosomen, getrennt, weil eine genetische Abhängigkeit zwischen beiden, so oft sie auch behauptet wurde, nicht existiert (vgl. S. 107). Daß trotzdem ein funktionelles Abhängigkeitsverhältnis bestehen kann, und wahrscheinlich besteht, wird damit nicht geleugnet. Hierfür spricht der korrelative Reaktionsumschwung beider Substanzen und gelegentliche engere topographische Beziehungen, wie ein völliges Umschlossenwerden des Nukleolus von den Enden der Tetraden.

Schon an dieser Stelle seien einige Worte über das Schicksal der Nukleolarsubstanzen bei der Auflösung des Eikernes zur 1. Reifeteilung gesagt. In den Einzelheiten sind unsere Kenntnisse hier spärlich. Durchweg verfallen sie mehr oder minder schnell der Auflösung im Eiplasma, die vielfach schon mehr oder minder früh im Eikern durch Substanzschwund und Zerfall angebahnt wird; seltener sind die Fälle, in denen sie während der Teilung noch vorhanden oder gar noch im sich furchenden Ei anzutreffen sind. Inwieweit sie dann noch etwa speziellen Zwecken dienen, wissen wir nicht.

Das gleiche Schicksal erleiden die Abschmelzungsnukleolen, also Chromosomenteile, die für die definitiven Chromosomen keinen Wert besitzen. Das allgemein verbreitete funktionelle Anwachsen und die damit zusammenhängende spätere Massenreduktion des Chromatins war es vor allem, was zu der Annahme geführt hat, daß im Kern zweierlei Chromatine nebeneinander vorkommen, Trophochromatin und Idiochromatin, d. h. gewissermaßen Arbeitschromatin und Vererbungschromatin. Diese Hypothese hat zeitweise eine bedeutende Rolle in der theoretischen Cytologie gespielt, indem man

sich darunter eine prinzipielle Duplizität des Chromatins dachte. Wahrscheinlicher erscheint es, daß diese Sonderung nur eine funktionelle Folgeerscheinung ist, die im wachsenden Ei Gelegenheit hat, besonders deutlich zu werden. Im nächsten Kapitel werden wir lernen, daß diese beiden Chromatine auch während der Funktionsperiode sich unter Umständen räumlich deutlich voneinander trennen können (trophochromatische Karyomeriten im Hymenopterenei).

MATERIAL UND TECHNIK

Ovarien von Echinodermen, *Dendrocoelium*, *Scyllium canicula*, *Gryllus*, *Patella*, *Unio*, *Triton*, *Tinca*, *Sagitta*.

Um die Persistenz der Tetraden und ein typisch mononukleoläres Ei zu zeigen, kann fast jeder Seeigel oder Seestern dienen, *Echinus*, *Arbacia*, *Strongylocentrotus*, *Asterias glacialis* (Mittelmeer) oder auch *rubens* (Nordsee, von der biologischen Anstalt in Helgoland zu beziehen), an welch letzterem Retzius die Chromosomen-genese aus dem Nukleolus beschrieben. Der Auflockerungsgrad der Chromosomen ist ein etwas verschiedener bei den einzelnen Formen. Bei *Asterias rubens* geht er ziemlich weit, es treten sogar manchmal Ansätze zu Bürstenbildung auf, die sonst nur die dotter- und nukleolenreichen Formen besitzen, wie *Echinaster sepositus*, der in der Station in Villefranche oder Rovigno am besten zu erhalten ist. Man färbt mit Doppelfärbungen wie Delafieldschem Hämatoxylin-Eosin oder Safranin-Lichtgrün. Letzteres ist ein Mittel, scharfe Nukleolenfärbung und gleichzeitig eine chemische Reaktion zu erhalten. Man verwendet beide Farben als in 94proz. Alkohol gesättigte Lösungen. Nach $\frac{1}{2}$ stündiger Färbung in Safranin überträgt man direkt in Lichtgrün und differenziert hierin, bis Protoplasma und Kerngerüst grün, Ei-Nukleolen rot sind. Die Differenzierung geht sehr schnell vor sich. Abspülen in 94proz. Alkohol, rasch überführen in Xylol.

Ein stets zu erhaltendes Objekt, das Bukett- und Wachstumsstadien des Eies sehr schön zeigt, stellt das einheimische *Dendrocoelium* dar. Die Tiere müssen natürlich vor ihrer Eiablage im Frühjahr fixiert werden. Als Fixation wird Zenkersches Gemisch auf 40—50° erwärmt und $\frac{1}{4}$ —1 Stunde einwirkend empfohlen (Kaliumbichromat 2—2 $\frac{1}{2}$ g, Natriumsulfat 1 g, Wasser 100 ccm; hiezu 5 % Sublimat und 5 % konz. Essigsäure; Dauer des Auswaschens im Wasser 24 Std.; hierauf Jodalkohol). Neben Schnitten geben Zupf- oder Ausstrichpräparate des Ovars gute Resultate; besonders ist eine solche entschieden möglichst oft anzuwendende Methode, da sie ganze Zellen

liefert, zum Zählen von Chromosomen wertvoll. Die Ovarien liegen zwischen dem 4. und 5. Darmzweig — von vorne gerechnet — und innerhalb der Hauptnervestämme.

Für Bürstenchromosome benutzen wir jugendliche Ovarien von *Scyllium canicula*. (Als Ersatz eventuell *Sagitta*.) Diese sind in Hermannscher oder Flemminger Lösung zu fixieren und können als solche aus Neapel bezogen werden. Beim Schneiden der größeren Eier sind besondere Maßregeln zu ergreifen, da sie wegen ihres Dottergehaltes Schwierigkeiten bieten. Es ist in solchen Fällen ratsam, statt Xylol Chloroform zu nehmen, bzw. Chloroform + Paraffin und hiemit einige Stunden bei 30—40° das Objekt zu durchtränken. Auch Terpeneol kann gute Dienste tun. Es mischt sich bereits mit 94proz. Alkohol, so daß die härtende Wirkung des absoluten Alkohols umgangen wird. Da es aber nur schwer im flüssigen Paraffin diesem Platz macht, ist dann letzteres einige Male zu wechseln. Eier von 100—200 μ Durchmesser zeigen schon wohlentwickelte Bürstenchromosomen; am mächtigsten entfaltet findet man sie in 1—2 mm großen Eiern. Die Chromosomenverkleinerung setzt erst viel später ein (11—14 mm).

Die Gryllen, deren Ovarien zum Studium benutzt werden, sollen möglichst schon im Herbst als junge Tiere gefangen und eingelegt werden. Zu dieser Zeit sind noch reichlich Bukettstadien und junge Eier vorhanden. Bei geschlechtsreifen Tieren im Sommer sind solche auf eine sehr kurze Zone zurückgedrängt. Fixation in einem Sublimatgemisch; Eisenhämatoxylin.

Patella coerulea ist in Neapel erhältlich. Als Fixation ist wässriges Sublimat ohne Essigsäurezusatz zu empfehlen. Die Tiere können im Notfall zum Versand ganz gut in toto fixiert werden. Auch Alkoholmaterial erweist sich meist als ausreichend. Als Färbung ist die Zimmermannsche Jodgrün-Fuchsinmethode zu verwenden. Man mischt 9 Teile 0,1proz. wässrige Jodgrünlösung mit 1 Teil konzentrierter wässriger Fuchsinlösung und färbt 10 Minuten. Die Differenzierung geschieht in absolutem Alkohol, dem 1% Eisessig und 0,1% Jod zugesetzt wurde. Die Farbmischung ist nicht haltbar, muß also stets frisch zusammengeworfen werden.

Einfachere Verhältnisse von Amphinukleolen zeigt in schöner Weise das *Unio*-Ovar. Hier und auch anderwärts mag die Obstsche Nukleolenfärbung Anwendung finden. Fixation Sublimat. Mit Boraxkarmin — eventuell schon durch Vorfärbung — gefärbte Schnitte werden etwa 3 Stunden mit einer stark verdünnten wässrigen

Lösung von Methylgrün behandelt. Die Chromosomen der Mitose und der chromatische Teil des Nukleolus wird blau, der Plastinteil rot.

Für Randnukleolen können neben Triton auch andere Amphibien oder Fische, wie die Schleie (*Tinca vulgaris*) dienen. Sublimatfixation, Eisenhämatoxylin.

Sagitta ist von den Mittelmeer-Stationen fixiert zu beziehen. Man suche Weibchen mit möglichst großen Ovarien, die bei Lupenbetrachtung zu erkennen sind, aus. Längs-Schnitte mit Eisenhämatoxylin oder Safranin.

Literatur

- Buchner, P.** *Das akzessorische Chromosom in Spermato- und Ovogenese der Orthopteren.* Arch. f. Zellforschung. Bd. 3. 1909.
- — *Die Reifung des Seesterneies bei künstlicher Parthenogenese.* Ebendort. Bd. 6. 1911.
- — *Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Spermatogenese und Ovogenese.* Festschrift f. R. Hertwig. Bd. 1. Jena 1910.
- Gelei, József.** *Über die Ovogenese von Dendrocoelum lacteum.* Arch. f. Zellforschung. Bd. 11. 1913.
- Grégoire, V.** *Les phénomènes de l'étape synaptique represent-ils une caryocinèse avortée?* La Cellule. vol. 25. 1908.
- Hertwig, R.** *Eireife und Befruchtung.* Im Handb. d. vergl. u. exper. Entwickl. d. Wirbeltiere v. O. Hertwig. 1. Bd. 1. Hälfte. 1906.
- Jörgensen, M.** *Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockeies von Proteus anguineus.* Festschrift f. R. Hertwig. Bd. 1. Jena 1910.
- — *Zellenstudien I. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums.* Arch. f. Zellforschung. Bd. 10. 1913.
- Maréchal, J.** *Sur l'ovogénèse des Selaciens.* La Cellule. Bd. 24. 1906.
- Mc Gill, C.** *The behaviour of the nucleoli during Oogenesis of the Dragon-fly, with especial reference to synapsis.* Zool. Jahrbücher. Abt. Anat. Bd. 23. 1906.
- Montgomery, Th. H.** *Comparative Cytological Studies, with especial Regard to the Morphology of the nucleolus.* Journ. of. Morph. Bd. 15. 1899.
- Obst, P.** *Untersuchungen über das Verhalten der Nukleolarsubstanz bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 66. 1899.
- Popoff, M.** *Eibildung bei Paludina vivipara und Chromidien bei Paludina und Helix.* Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70. 1907.
- Rückert, J.** *Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies der Selachier.* Anat. Anzeiger. Bd. 7. 1892.
- Retzius, G.** *Der Reifungsprozeß der Eier bei den Asteriden.* Biolog. Untersuchungen. Bd. 16. 1911.
- Veydovsky, Fr.** *Neue Untersuchungen über Reifung und Befruchtung.* Verh. d. k. böhm. Ges. d. Wissensch. Prag 1907.
- Waldeyer, W.** *Die Geschlechtszellen.* Im Handb. d. vergl. u. exper. Entwickl. d. Wirbeltiere v. O. Hertwig. 1. Bd. 1. Hälfte. 1906.
- Wassermann, F.** *Die Oogenese des Zoogonus mirus Lss.* Arch. mikr. Anat. Abt. II. Bd. 83. 1913.

8. Kapitel

Das Plasma des wachsenden Eies

Die Leistungen des dotterbereitenden Eies werden nicht, wie wir es bis jetzt angenommen, lediglich durch die erhöhte Aktivität des Eikernes erreicht, sondern sind in sehr vielen Fällen zum Teil oder nahezu ganz durch auxiliäre Einrichtungen, durch sogenannte Nährzellen, bedingt. Bevor wir uns mit deren großer Mannigfaltigkeit beschäftigen, wollen wir auf die Probleme etwas näher eingehen, die davon unabhängig die Bildung der Reservestoffe mit sich bringt. Dabei zeigt sich, daß die Rolle des Kernes vielfach noch weiter einzuschränken ist und daß offenbar das Eiplasma auch in gewissem Grade selbständig die Dotterbildung verursachen kann. Unsere heutige Kenntnis der Dinge gestattet uns aber auf diesem Gebiet, das natürlich mehr als manches andere eine weitgehende Anwendung der Mikrochemie verlangen würde, keineswegs, diese mannigfachen Faktoren in ihrer Funktion gegeneinander abzugrenzen.

Die Stoffe, die am Ende der Wachstumsperiode im Eiplasma nachzuweisen sind, sind von verschiedenster Natur. Eine große Rolle spielen Eiweißkörper, verschiedene fettartige Substanzen und Glykogen. In vielen Eiern wurden auch Mitochondrien vorgefunden, so daß wahrscheinlich ist, daß sie einen wesentlichen Bestandteil des Eiplasmas darstellen, in manchen große Ölkugeln oder besondere Pigmente. Dotter und Fette erfüllen meist in ihrer Konsistenz schwankend Vakuolen, Glykogen und Mitochondrien sind dem dichteren, eigentlichen Plasma, das oft nur in spärlichen Resten erhalten ist, eingelagert. Ein Insektenei, wie das Tenebrio-Ei, kann uns einige dieser Stoffe bei geeigneten Methoden vorführen (Fig. 64 u. 65).

Die Eiweißkörper sind hier die größten Elemente des Dotters und von kugelig bis ovaler Form, Fetttropfen sind kleiner und weniger zahlreich dazwischen eingesprengt, und Glykogen findet sich als ein feiner Niederschlag auf dem Protoplasmagerüst. Mitochondrien sind hier bis jetzt nicht nachgewiesen.

Fast überall sind aber nun die Einzelheiten der Eistruktur wieder andere. Abgesehen von den Verschiedenheiten in der Form

und Größe der Dotterkugeln, die sich auch im Laufe der Genese natürlich nicht nur formal, sondern sicher auch chemisch verändern, sind die quantitativen Proportionen und die räumliche Verteilung im Ei äußerst variabel. Unter Umständen fehlt auch der eine oder andere Körper ganz, so im Askarisei das Fett, wo dafür, wie wir

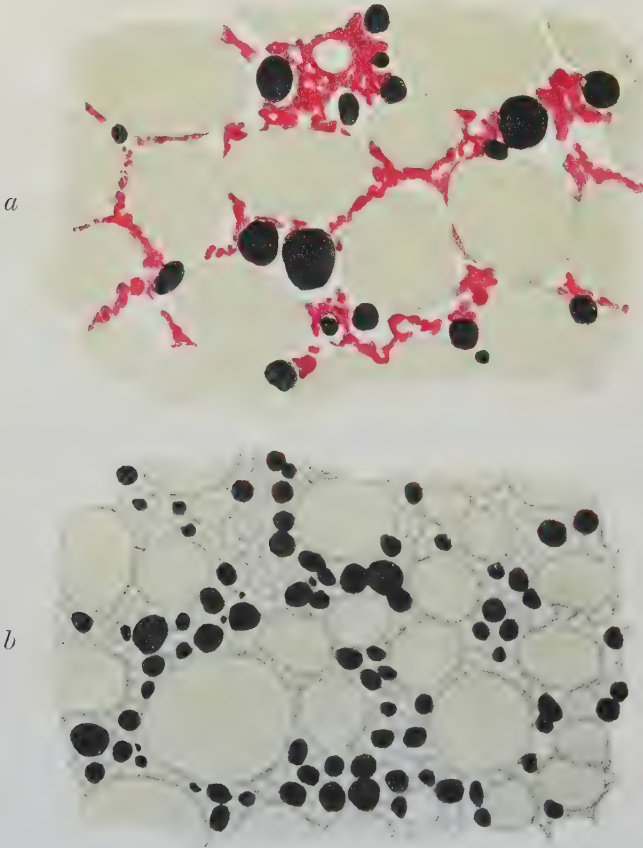


Fig. 64. Plasma des Tenebrio-Eies. *a* Eiweißkugeln, Fett und Glykogen; *b* Glykogen gelöst. Original.

sehen werden, Glykogen in enormer und Mitochondrien in stattlicher Menge sich finden (Kap. 10 und 12) oder in vielen Crustaceen- und Echinodermeneiern das Glykogen.

Die Pigmente im Ei plasma sind von sehr verschiedener Natur. Wir verweisen auf zwei Gruppen. Ein resistentes, in Alkohol nicht lösliches, braunes Pigment, in die oberflächlichen Teile des Plasmas besonders dicht eingelagert, verursacht die dunkle Färbung des Eies der

Amphibien. Hinfälligere Pigmente finden sich in vielen Echinodermen-eiern von gelblichem, orangefarbenem bis dunkelrotem Ton. Während sie gewöhnlich die ganze Oberfläche in einer dünnen Schicht sehr kleiner Körnchen bedecken (Asterias-Eier, Arbacia-Eier), ordnen sie sich unter Umständen in eine besondere Ringzone und gewinnen eine determinierende Bedeutung für den Furchungsprozeß (vgl. Kap. 18).

Die Frage nach der Herkunft beziehungsweise der ersten Entstehung der einzelnen Substanzen ist im allgemeinen wenig aufgeklärt, Glykogen oder Fetttropfen stellen sich meist auf ziemlich vorgerückten Stadien plötzlich ein, sei es diffus im Ei, sei es mehr um den Kern oder, wie oft, unter der Eioberfläche. Über die Mitochondrien sind wir am besten orientiert.

Sie leiten sich unzweifelhaft von denen ab, die wir in der jungen Eizelle — zur Zeit des Bukettstadiums besonders kondensiert — schon angetroffen haben und sind damit identisch mit den Mitochondrien der Samenzellen. Während des Eiwachstums aber vermehren sie sich beträchtlich und es ist

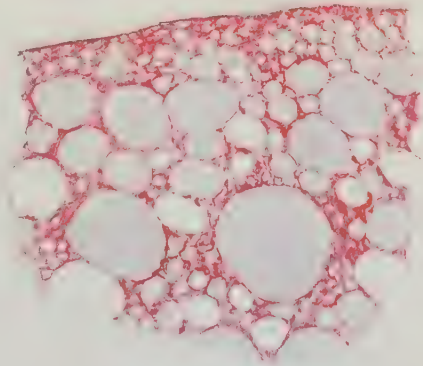


Fig. 65. Plasma des Tenebrio-Eies.
Fett gelöst. Original.

höchst wahrscheinlich, daß sie bei der Dotterbildung eine Rolle spielen. Nach der Anschauung der einen tun sie dies nur indirekt, nach anderen wandelt sich ein Teil von ihnen direkt in Dottertröpfchen um. Nach allem, was wir über die Funktion der Mitochondrien in Drüsenzellen wissen¹, ist die letztere Anschauung die zutreffendere (Fig. 66). Sicher aber sind die Mitochondrien nicht die einzige dotterbildende Substanz.

An den Patella-Eiern, deren reich entfalteten Nukleolarapparat wir studierten, gestatten uns entsprechend gefärbte Präparate eine besondere Basi-Chromatizität des Plasmas in den jungen Eiern zu konstatieren. Diese Substanz, die bei diesem Objekt fast homogen das Plasma durchdringt, bei anderen, so manchen Ascidien (vgl. Fig. 90), in Granula oder gröbere Schollen geformt ist, ist auf diesem Stadium im Tierreich außerordentlich verbreitet und scheint für die Dotterbildung von besonderer Bedeutung, ohne daß wir sie den Mitochon-

1) Vgl. Praktikum 2. Teil.

drien gleichsetzen könnten. In ihr treten in etwas älteren Eiern zunächst vereinzelte lichtbrechende Kügelchen auf, die rasch an Zahl zunehmen, die chromatische Masse zerklüften und sie schließlich, das ganze Eiplasma durchsetzend, bis an die Zellgrenze verdrängen. Ob aus der färberischen Reaktion eine Beziehung zu Kernchromatin, das zu dieser Zeit allerdings oxychromatisch ist, geschlossen werden darf, wissen wir nicht.

Von vielen Seiten wird tatsächlich auch ins Plasma übergetretenes Kernchromatin (= Chromidien) für die Dotterbildung verantwortlich gemacht.

Wir sehen ab von der Auffassung, die die Mitochondrien für modifiziertes Kernchromatin hält. Denn wir haben schon gesehen, daß sie in dieser Fassung sicher nicht richtig ist. Aber die Vorstellung, daß der Kern bei dem Aufbau des Dotters in zahlreichen Fällen in hohem Maße beteiligt ist und daß diese Funktion nur begleitet von Stoffwanderungen durch die Kernmembran gedacht werden kann, besteht sicher zu Recht. Dafür sprechen eine Reihe morphologischer Momente. Vielfach kommen Zellzustände vor (bei Echinodermen und Cölenteraten), die man mit einem Abströmen von Chromatin in das Plasma erklärte.



Fig. 66. Mitochondrien im Plasma des Kanincheneies. Nach Russo.

Der Kerninhalt zeigt besonders betonte chromatinreiche Bahnen, die von der Mitte zur Membran ziehen; dort buchtet sich dann jedesmal eine chromatische Kappe (ähnlich den Nukleolen des jungen Sagitteneies) ins Plasma vor, die man als Stauungspunkte der austretenden Substanz ansah.

Auch wenn die Deutung als Chromatinemission, die vielfach angefochten wird, nicht richtig ist, müssen diese Zellzustände jedenfalls als Belege für Kern-Plasmawechselbeziehungen angesehen werden. Letzteres gilt sicher auch von den zahlreichen Beobachtungen besonderer Plasmazonen um den Kern. Hierbei handelt es sich entweder nur um dichtere, mehr oder minder scharf abgesetzte Regionen, wie sie etwa beim Flußkrebis vorhanden sind, oder um kompliziertere, mit konzentrischen Lamellen und spezifischen Granulationen aus-

gestattete Bildungen. Das Arion-Ei zeigten einen mittler Grad der Ausbildung, die Ringzone schwindet mit dem Wachstum des Eies, im Anobium-Ei (Coleopteren) erreicht die Erscheinung den Höhepunkt. Noch in erwachsenen Eiern folgt auf den schwach entwickelten Kern eine breite Zone konzentrischer Lamellen, zwischen die Granula eingelagert sind, und dann eine weitere sehr feinmaschige Plasmazone, die sich scharf abgrenzt gegen das übrige reich mit Dotter erfüllte Ei (Fig. 67).¹ Ähnliche Ringzonen finden sich noch vielfach bei Nährzellkernen der Insekteneier, wo sie sicher auch ein morphologischer Ausdruck dafür sind, daß die Sekretion dieser Zellen mit einer Funktion des Kernes ist.

Außer Zweifel steht ferner die Beteiligung des Kernes, und zwar speziell des Chromatins bei der Dotterbildung vieler Hymenopteren, wie der Bienen, Wespen, Ameisen, Hummeln, Ichneumoniden usw. und einiger anderer Insekten.

Im Ei einer Camponotus-Königin finden sich auf sehr frühen Stadien bald nach Beginn der Wachstumsperiode neben dem eigentlichen Eikern eine Anzahl weiterer kleiner Kerne um diesen gedrängt. Diese teilen sich amitotisch und bilden bald längs der oberen queren Eigrenze eine geschlossene Schicht von großen sehr nukleoloreichen Kernen. Mit dem weiteren Wachstum des Eies erfolgt eine erneute heftige Vermehrungsperiode der Kerne, die diesen gestattet bald eine dichte Zone von kleineren Kernen über die ganze Eioberfläche hin auszusenden. Bei Camponotus bleiben sie auf diese



Fig. 67. Kern und Plasmazone um diesen aus einem Anobium-Ei. Original.

1) Diese so außerordentlich entwickelten spezifischen Plasmazonen um den Kern eines Eies werden hier zum ersten Male beschrieben.

beschränkt, bei anderen Tieren durchsetzen sie auch das ganze Eiinnere. Am Ende verfallen sie auf verschiedenen Wegen der Degeneration und werden vom Ei, in dem sie vorher funktionierten, resorbiert (Fig. 68) oder aber es bilden sich bei anderen Formen interessanter Weise innerhalb der einzelnen Kernchen echte Dotterkugeln. (Ähnlich kann in somatischen Zellen bei anderen Tieren Glykogen oder Pigment im Kern auftreten.) Bei der Frage nach der Entstehung dieser Kerne ist eine Einwanderung von außen auszuschließen. Sie bilden sich vielmehr am Ovocytenkern, und zwar, wie sich an günstigen Objekten zeigen läßt, direkt durch eine Art Knospung, in anderen Fällen aber auch aus ausgetretenen Nukleolen.¹ Darnach stellt der Prozeß also eine Modifikation der Chro-

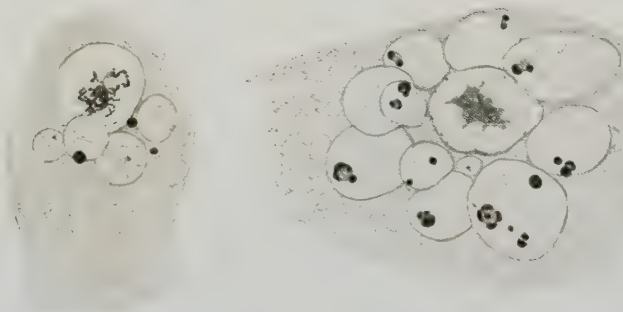


Fig. 68. Karyomeritenbildung im Ei von *Camponotus* (junge Stadien).
Im Plasma zahlreiche Pilzfäden. Original.

midienbildung dar, die auf dem Wege der Karyomeritenbildung abläuft. Unter Karyomeriten versteht man zunächst Kernchen, die nicht den vollen Chromosomenbestand besitzen, sondern mit einer Anzahl ihres gleichen erst einem normalen Kern entsprechen. Dergleichen kann als Durchgangsstadium während der Kernrekonstruktion am Ende einer Mitose vorkommen oder sich gelegentlich länger erhalten. Hier aber haben wir es mit Teilkernchen zu tun, die keine Chromosomensubstanz in sich führen; das die Tetraden bildende Idiochromatin hat sich im Zentrum des Kernes unverändert erhalten. Es liegt also eine Erscheinung vor, die wir als trophochromatische Karyomeritenbildung des Eikernes zum Zweck erhöhter Aktivierung des dotterbildenden Plasmas

1) Kompliziert werden die jüngeren Entwicklungsstadien der Eier hier bei *Camponotus* noch dadurch, daß zur Zeit der ersten Karyomeritenbildung in das Ei zum Zweck der Übertragung auf die Nachkommen symbiontisch im Darmepithel lebende Pilzschläuche eindringen.

bezeichnen können und die uns gleichzeitig gestattet, die Auffassung von einer funktionellen Leistung der Nukleolen zu stützen. Dies geschieht noch ganz besonders durch neuerdings an den Nähr-Zellkernen gewisser Thendredinideier gemachte Beobachtungen. Hier bilden auch sie, ähnlich dem mit ihnen ja engverwandten Eikern (vgl. Kap. 9) aus Nukleolen echte Kerne, aber diese Kernbildung geht — im Gegensatz zur Eizelle — in allen ihren Stadien innerhalb der Kernmembran vor sich, die erst spät von ihnen durchbrochen wird. Ähnliche Dinge kennt man bisher nur noch bei Protozoen.

Wir können die Besprechung der Dotterbildung im Ei nicht beenden, ohne noch auf eine weitere merkwürdige Struktur, die

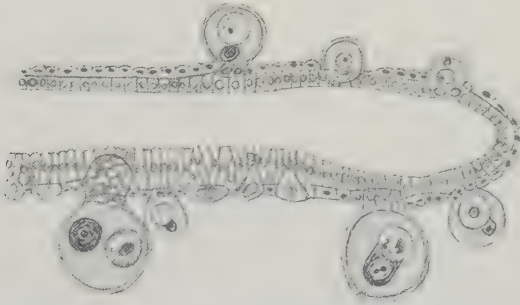


Fig. 69. Teil eines Ovars von *Tegenaria*.
Nach Balbiani.

sogenannten Dotterkerne, einzugehen. Unter diesem Begriff faßt man recht verschiedene Dinge zusammen. Selbst unter den Spinnen, die die klassischen Objekte hierfür darstellen, variieren die Verhältnisse sehr. Bei *Tegenaria* entsteht in jungen Ovocyten in einer besonderen granulierten Plasmazone ein Bläschen, das sich durch Ausbildung zahlreicher konzentrischer Lamellen, sehr ähnlich denen um den Anobiumeikern, rasch vergrößert. Schließlich erreicht diese Kugel den Umfang des Eikernes. Während der Eireifung und Embryonalentwicklung erhält sie sich, ja noch im Abdomen der jungen Spinne liegt sie unverändert im Dotter (Fig. 69, 70 und 71).

Dieses ganz einzig dastehende lange Erhaltenbleiben ist aber keineswegs typisch für die Dotterkerne. Bei *Pholcus*, wo er schalenförmig den Eikern umzieht, zerfällt er in einzelne Tröpfchen, die in den Deutoplasmabestand des Eies eingehen.

Unter Umständen sind die Dotterkerne nicht so scharf abgegrenzte, Fremdkörpern gleichende Gebilde; man bezeichnet vielmehr

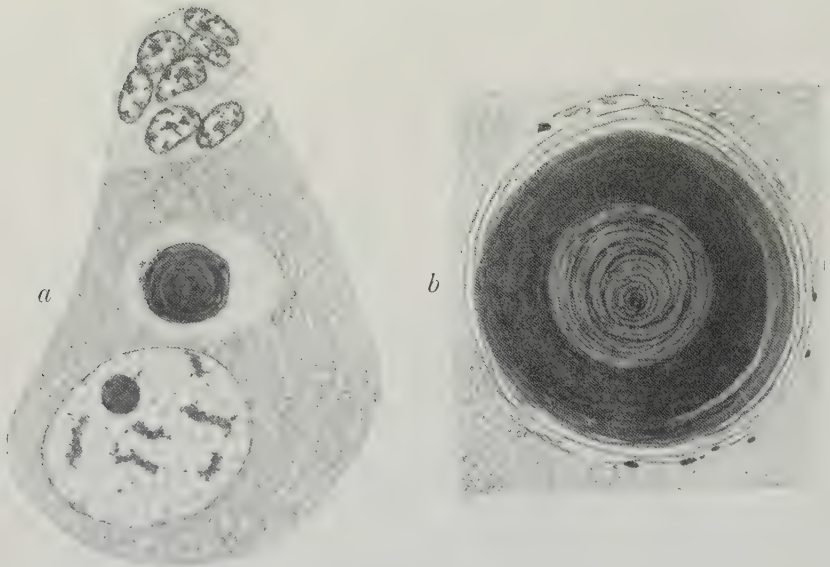


Fig. 70. Dotterkern im Ei von *Tegenaria*. *a* jüngeres Ei; *b* Dotterkern eines älteren Eies bei gleicher Vergrößerung. Original.

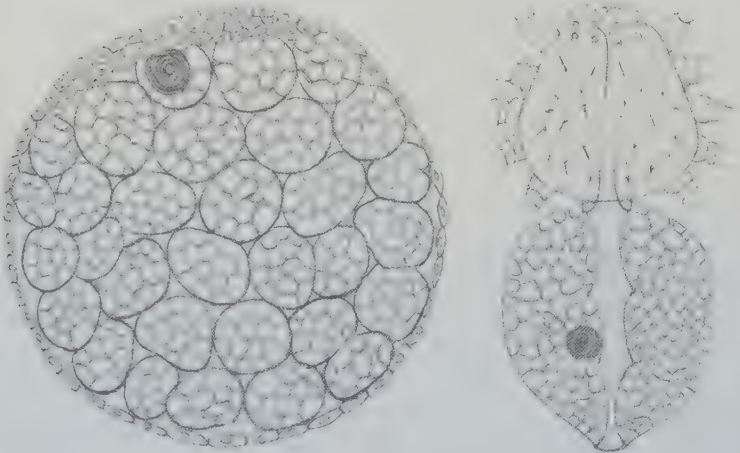


Fig. 71. Furchungsstadium und junge Spinne mit erhaltenbleibendem Dotterkern. Nach Balbiani.

auch ziemlich diffuse Körnchenhaufen im Plasma, wie sie in Wirbeltiereiern vielfach vorkommen, als solche.

Anlaß zu ähnlichen Bildungen kann ferner die Sphäre werden, die von der letzten Ovogonienteilung her im Ei sich erhält und nun um sich herum besondere Substanzansammlungen veranlaßt. Das

Limulus-Ei ist hierfür ein besonders eindeutiges Beispiel, da hier das Zentriol sich durch eine lebhafte Strahlung bekundet. Zum Wesen der echten Dotterkerne aber gehört dies nicht.

Eine Anzahl Einschlüsse im Eiplasma sind endlich als Dotterkerne beschrieben worden, die nichts mit den eben geschilderten Strukturen zu tun haben, so besondere Keimbahn begleitende Substanzen, oder sogar Ballen von symbiontischen Pilzen.

Über die Funktion wissen wir nichts Sicheres auszusagen. Es handelt sich um eine Struktur, die ähnlich dem Kern im wachsenden Ei ein spezifisches Funktionszentrum darzustellen scheint.

MATERIAL UND TECHNIK

Ovar von irgendwelchen Insekten, Frosch, Patella, Astacus, Anobium, Camponotus oder Bombus, Tegenaria, Holothuria, Taube.

Tenebrio molitor ist in der Wärme jederzeit leicht aus den bekannten käuflichen Mehlwürmern zu ziehen, bei den natürlichen Verhältnissen entsprechenden Temperaturen erscheinen die Imagines in Mai—Juli. Natürlich lassen sich auch andere Insekten gebrauchen. Die Darstellung von Fett und Glykogen bedarf besonderer Methoden. Für Mitochondrien ist die Bendasche Färbung anzuwenden.

Ein großer Teil der Fette wird von Osmiumsäure geschwärzt, d. h. letztere wird von diesen zu metallischem Osmium reduziert, das dann die Stelle des Fettes einnimmt. Hierauf ist es in Alkohol, Xylol usw. nicht mehr löslich. Man verwende also, um Fette im Präparate festzuhalten, Flemmingsche oder Hermannsche Flüssigkeit.

Eine andere Methode besteht in der Sudan III-Färbung. Man fixiere in Formol oder mit Müllerschem Gemisch (Kaliumbichromat 2 g, Natriumsulfat 1 g, Wasser 100 ccm) und färbe in einer konzentrierten Farblösung (in 70 proz. Alkohol) 5—10 Minuten; hierauf wäscht man mit Alkohol aus, trocknet das Objekt mit Fließpapier und überträgt es in Glycerin. Es färbt sich so nur das Fett gelb bis orange. Die Schnitte müssen hiezu jedoch mit dem Gefriermikrotom gemacht werden, um höhere Alkohole und Xylol zu umgehen.

Die Glykogenfärbung erfolgt bei weitem am besten mit dem Bestschen Karmin, nach Fixation in absolutem Alkohol oder Carnoyscher Flüssigkeit. Aus letzterer wird dann sofort in 90 proz. Alkohol übertragen. Das Aufkleben der Schnitte hat mit Eiweißglycerin zu geschehen, möglichst unter Vermeidung von Wasser. Oft gelingt allerdings auch Streckung der Schnitte mit etwas Wasser, ohne daß das Glykogen, das ja wasserlöslich ist, aus dem Präparat

schwindet. Läßt man alles verwendete Wasser auf dem Objektträger eintrocknen, so hat man übrigens im fertigen Präparat eine Kontrolle über eventuell gelöstes Glykogen. Um eine Färbung mit Delafieldschem Hämatoxylin zu ermöglichen, überzieht man sie vorher mit einer Celloidin-Ätherlösung. Man färbt intensiv und bringt sie dann für 1 Stunde in die Bestsche Lösung. (Karmin 1,0, Ammonchlorat. 2,0, Lithium carbonicum 0,5 werden mit 50,0 destilliertem Wasser einmal aufgekocht. Zur erkalteten Lösung fügt man 20,0 Lique ammonii caust. Die Farbe muß wenigstens 2 Tage vor dem Gebrauch stehen, und hält sich im Dunkeln einige Wochen. Von ihr nimmt man vor der Färbung frisch filtriert 2 Teile und gibt 3 Teile Lique ammonii caust. und 6 Teile Methylalkohol hinzu.) Differenziert wird das Präparat in einer Mischung von 2 Teilen Methylalkohol, 4 Teilen absolutem Alkohol, 5 Teilen destilliertem Wasser etwa eine Viertelstunde. Hieraus kommt es in 94 proz. Alkohol, wird entwässert und eingeschlossen. Das Glykogen erscheint nun leuchtend rot, Kerne und Plasma blau. Statt der Paraffineinbettung kann man sicherer auch in Celloidin einschließen.

Seit einiger Zeit haben wir auch Methoden, um Fett und Glykogen gleichzeitig darzustellen. Man fixiert zu diesem Zweck mit einer jedesmal frisch zu bereitenden Mischung von starkem Flemmingschem Gemisch und absolutem Alkohol zu gleichen Teilen. Ausgewaschen wird nun 2 Tage lang in 50 proz. Alkohol. Die Bestsche Färbung schließt sich dann in der gleichen Weise an.

Zur Darstellung des Eipigmentes der Amphibien diene der Frosch. Ein kleines Stück des schwarzen Ovars wird mit Sublimat fixiert. Die Schnitte sind mit Delafieldschem Hämatoxylin zu färben; hierbei behält das Pigment seine natürliche Farbe. Um zu sehen, wie das Pigment und die ovalen Dotterschollen später in die Zellen des Embryos eingehen, schneide man zum Vergleich junge Entwicklungsstadien. Die Pigmente der Echinodermeneier müssen im Leben beobachtet werden.

Bez. Patella s. S. 119. Färbung mit Safranin-Lichtgrün, Delafieldschem Hämatoxylin und Boraxkarmin. Auch zahlreiche andere Objekte können die Chromatizität der jungen Ovocyte veranschaulichen, so Thysanozoon (vgl. Kap. 11), Balanus, Ascidien, viele Fische und Amphibien.

Astacus ist käuflich zu haben. Das Ovar ist im Sommer und Herbst zu fixieren. Die Anobien, die bekannten Klopfkäfer, sind nicht so leicht erhältlich. Ob die häufigen Formen, wie Anobium

abietis, dessen weiße Larve fast überall das ganze Jahr hindurch in den abgefallenen Fichtenzapfen zu finden ist, die gleichen Erscheinungen wie das in Möbeln und Bauholz lebende Tier (*Anobium pertinax*) besitzen, ist nicht bekannt, aber sehr wahrscheinlich.

Zur Veranschaulichung der Karyomeriten im Hymenopterenreich kann jede Ichneumonide, wie sie aus Freilandpuppen schlüpft, oder auch frei gefangen, Verwendung finden, ebenso die im Frühjahr, wenn noch keine Männchen fliegen, leicht zu fangenden Hummelweibchen, Bienenköniginnen und Wespenweibchen. *Campopnotus* ist in Baumstümpfen der Gebirgswälder, häufig auch im Bauholz der Landwohnungen zu finden. Im Notfall verwende man die Arbeiterinnen, deren Ovar im Gegensatz zu dem der Bienenarbeiterinnen so weit entwickelt wird, daß es nicht nur die frühere Geschichte der Karyomeriten zeigt, sondern auch die Einwanderung der symbiontischen Pilze.

Für das Studium der Dotterkerne kommen in erster Linie die Spinnen in Betracht. *Tegenaria* ist in den Häusern, auf Dachböden usw. leicht zu finden. Die Ovarien sind im Frühjahr in dem geeigneten Zustand. Im *Holothurien*-Ovar ist auch ein bis zur Reifeteilung vorhandener, scharf begrenzter vakuolisierter Dotterkern an dem der Mikropyle entgegengesetzten Ende vorhanden. Auch *Skolopendra*, *Geophilus*, *Glomeris* können verwendet werden. Ein jederzeit zu erhaltendes günstiges Objekt für die dichten Körnchenansammlungen in vielen Wirbeltiereiern stellt die Taube dar.

Literatur

- Balbani, E. G. *Centrosome et „Dotterkern“*. Arch. Anat. Phys. 29^e année. 1893.
— — *Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles*. Zool. Anzeiger 6. Bd. 1883.
Bambecke, Ch. van. *Recherches sur l'oocyte de Pholcus phalangoides*. Arch. d'Anat. micr. t. II. 1898.
Brammertz, W. *Morphologie des Glykogens während Eibildung und Embryonalentwicklung von Wirbellosen*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 11. 1913.
Buchner, P. *Die trophochromatischen Karyomeriten des Insekteneies und die Chromidienlehre*. Biol. Centralblatt Bd. 33. 1913.
— — *Studien an intrazellulären Symbionten I*. Arch. f. Protistenkunde. Bd. 26. 1912.
Crampton, H. E. *Studies upon the early history of the Ascidian egg*. Journ. of Morphol. vol. 15. Suppl. 1899.
Duesberg, J. *Plastosomen „Apparato reticolare“, und Chromidialapparat*. Ergeb. d. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. 20. Bd. 2. Hälfte. 1912.

- Fauré-Fremiet, E.** *Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles.* Arch. d'Anat. micr. Bd. 11. 1910.
- Jørgensen, M.** *Zur Entwicklungsgeschichte des Eierstockseies von Proteus anguineus.* Festschrift f. R. Hertwig. Bd. 1. Jena 1910.
- — *Zellenstudien 1. Morphologische Beiträge zum Problem des Eiwachstums.* Arch. f. Zellforsch. 10. Bd. 1913.
- Lams, H.** *Contribution à l'étude de la génèse du vitellus dans l'ovule des Amphibiens.* Arch. Anat. micr. Bd. 9. 1907.
- — *Recherches sur l'œuf d'Arion empiricorum (Fer.).* Mém. in 4° de l'Acad. de méd. de Belgique. 1910.
- Munson, J. P.** *A Comparative Study of the Structure and Origin of the Yolk Nucleus.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 8. 1912.
- Nemeč, B.** *Über die Struktur der Diplopodencier.* Anat. Anzeiger. Bd. 13. 1897.
- Schaxel, J.** *Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen.* Arch. mikr. Anat. Bd. 76. 1911.
- van der Stricht, O.** *Contribution à l'étude du noyau vitellin de Balbiani dans l'oocyte de la femme.* Verh. anat. Ges. Kiel. 1898.
- — *Vitellogénèse dans l'ovule de la chatte.* Arch. de Biol. T. 26. 1911. *Und zahlreiche andere Arbeiten über das Ei von Fledermaus, Hund und Mensch.*
- Waldeyer, W.** *Die Geschlechtszellen.* In Handb. d. vergl. u. exper. Entwickl. d. Wirbeltiere v. O. Hertwig. 1. Bd. 1. Hälfte. 1906.
-

9. Kapitel

Generative Nährzellen des Eies

Das solitär wachsende Ei ist in der Lage, aus den umgebenden Körpersäften selbständig die für den Aufbau seiner Reservematerialien nötigen Stoffe aufzunehmen. Seine ganze Oberfläche pflegt dann in gleicher Weise hiezu befähigt zu sein. Solche Eier sind jedoch relativ selten. Vor allem unter den Würmern, Echinodermen und Mollusken sind sie zu treffen. Sonst aber ist es die Regel, daß auf die mannigfachste Weise fremde Zellen in den Dienst eines Eies treten und ihm entweder durch aktive Sekretion Nahrung zuführen oder gar von demselben völlig aufgenommen und verdaut werden. Wir nennen solche Zellen Nährzellen. In extremeren Fällen zeigt uns hiebei schon eine Betrachtung des Eikerns den Grad der Selbständigkeit der Zelle an.

Eier ohne Nährzeleinrichtungen besitzen nämlich große Kerne mit reichentfalteten Chromatinstrukturen und stattlichen Nukleolarsubstanzen, wie wir sie im voranstehenden Kapitel kennen gelernt haben. In Eiern mit alimentären Einrichtungen dagegen hält der Kern auch nicht annähernd mit dem Wachstum des Plasmas Schritt, und seine Strukturen bleiben oft äußerst bescheidene. Ein Vergleich der Verhältnisse, wie wir sie von den Echinodermen her kennen (Fig. 57), mit denen, die uns etwa ein Insektenei bietet (Fig. 75 oder 77), wird dies verdeutlichen.

Neben solchen extremen Zuständen aber finden sich gemischte Typen, bei denen überwiegend solitäre mit mehr auxiliären Perioden abwechseln, woraus schon hervorgeht, daß diese Formel: Nährzellen — kleine Eikerne, keine Nährzellen — große Eikerne nicht als eine starre, stets passende anzusehen ist. Auch die spezielle Beschaffenheit der Nährzellen ist eine außerordentlich mannigfache. Wir können zwei große Gruppen aufstellen, je nach dem Charakter des zu dem Zweck vom Ei herangezogenen Zellmaterials, Nährzellen von ursprünglichem Geschlechtszellcharakter, also generative Zellen, und Nährzellen von somatischem Charakter (Follikelzellen).

Mit den ersteren wollen wir uns zuerst bekannt machen. Schon bei den Spongien treffen wir die Anfänge solcher Zustände, zweckmäßigere Einrichtungen bei den Cnidariern; eine besonders reichliche Ausnützung der Geschwisterzellen aber weisen vor allem viele Eier von Würmern und Krustazeen auf, während den Höhepunkt dieses Entwicklungsweges die Insekten erlangen. Wirbeltiere besitzen dagegen ausschließlich somatische Nährzellen.

Die Geschlechtszellen der Poriferen werden im allgemeinen von den indifferenten amöboiden Wanderzellen des Mesoderms abgeleitet; zwischen ihnen und deutlich als junge Ovogonien bzw. Spermatogonien charakterisierten Zellen sollen sich zu jeder Zeit im Schwammkörper alle Übergänge finden. Nach neueren Untersuchungen ist es jedoch auch möglich, daß diese Auffassung dahin geändert werden muß, daß stets, selbst in der Larve vor der Metamorphose, zweierlei mesodermale Elemente zu unterscheiden sind, von denen nur die echten Amöboidzellen Geschlechtszellen bilden, die andern zeitlebens sternförmige Bindegewebs- oder kontraktile Zellen bleiben. Damit würde also die Ausscheidung propagatorischen Materials auch hier bei den einfachst gebauten Metazoen schon eine recht frühe und ziemlich exakte sein. Wie dem auch sei, die Ovogonien lassen sich mit Sicherheit als solche erkennen. Mit stark chromatischem Kern liegen sie, häufig sich teilend, nahe oder unmittelbar am Geiselpithel. Die Ovocyten machen auch hier ein leptotänes und diplotänes Stadium durch. Die uns interessierende Ernährung des Eies durch fremde Zellen setzt aber erst in den späteren Stadien des Eiwachstums ein. Sie geht ohne jegliche fixierte Nähreinrichtung so vor sich, daß das Ei gleich einem Leukocyt benachbarte kleinere Zellen, indifferente oder Urkeimzellen, in sich aufnimmt und langsam verdaut. Die Ähnlichkeit mit der sonst im Körper statthabenden Phagocytose wird dann besonders groß, wenn, wie das meist der Fall ist, die Eizelle amöboide Fortsätze aussendet, die die zufällig benachbarte Zelle ergreifen, umfassen und völlig in den zentraleren Teil des Eiplasmas einbetten (Fig. 72). Kurze Zeit nur bleibt die Membran der gefressenen Zelle erhalten, bald ist sie resorbiert, und das fremde Plasma mischt sich völlig mit dem des Eies. Erfolgreicher widerstehen dagegen die Zellkerne der Auflösung. Wohl verfallen sie rasch der Degeneration, ihr Volumen wird beträchtlich verringert, ihr Chromatin im Zusammenhang damit stark verdichtet und regelmäßig verklumpt (Pyknose des Kerns), aber in diesem Zustand bleiben sie längere Zeit im Plasma liegen. Das gleiche gilt

von einem oft in den Nahrungszellen neben dem Kern im Plasma sich findenden kompakten, stark chromatischen Körper, der wohl ebenfalls durch verklumpende Degeneration aus vorher diffusen Körnern von nicht ganz klarer Bedeutung entstanden ist. Jedenfalls besitzt auch er für die Eizelle als Nährmaterial einen Wert. Die Derivate der zahlreichen allmählich aufgenommen Zellen füllen das Eiplasma schließlich mit chromatischen Körpern, die sich nicht mehr unterscheiden lassen von ähnlichen Substanzen, die das Ei selbständig an der Kernoberfläche entstehen läßt und die dann mit dem Auftreten einer deutlichen Diffusionsstrahlung um den Kern ebenfalls an die peripheren Regionen wandern, die die Nährzellreste eingelagert haben. Auch das weitere Schicksal beider Substanzen ist das gleiche. Sie schwinden im allgemeinen völlig zur Zeit der Reifeteilungen.

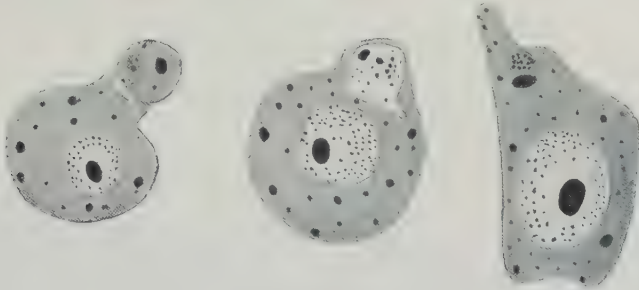


Fig. 72. Eier von *Sycandra raphanus*, Nährzellen fressend.
Nach Görich.

Vielfach scheint auch eine Nahrungsaufnahme ohne Pseudopodienbildung vorzukommen, vielleicht unterstützt durch chemotaktische Eigenschaften des Eies, deren Annahme auch manche andere Erscheinung am tierischen Ei zu erklären geeignet erscheint (Befruchtungsvorgänge, gesetzmäßige Übertragung symbiontischer Pilze und ähnliches). Nie aber spielt der Kern hierbei oder bei der Verdauung eine Rolle. Das wird am besten dadurch bekundet, daß die Nahrungsaufnahme selbst während der Reifungsmitosen beobachtet wurde. Inwieweit aber das Plasma, wie eine Amöbe, echte mit verdauenden Fermenten gefüllte Nahrungsvakuolen bilden kann, steht nicht fest, Anzeichen für solche Möglichkeiten sind jedoch vorhanden.

Die Organisation der Hydroiden bringt es mit sich, daß bei ihnen der Fraßakt bereits in geregeltere Bahnen gelenkt wird. Eine große Menge der Eizelle gleichgeartete Zellen liegen hier frühzeitig in ihrer Umgebung und werden allmählich von ihr resorbiert.

Der höhere Grad von Zweckmäßigkeit, der bei den Würmern erreicht wird, beruht vor allem darin, daß hier die der Eizelle sich unterordnenden Zellen nicht einfach dem Schicksal der Verdauung verfallen, sondern lange Zeit in die Eizelle Stoffe sezernieren. Dadurch wird unter Umständen bedingt, daß die Nährzelle zunächst die Eizelle im Wachstum überholt und diese dann erst allmählich dank der gesteigerten Funktion der Drüsenzelle sie an Größe erreicht

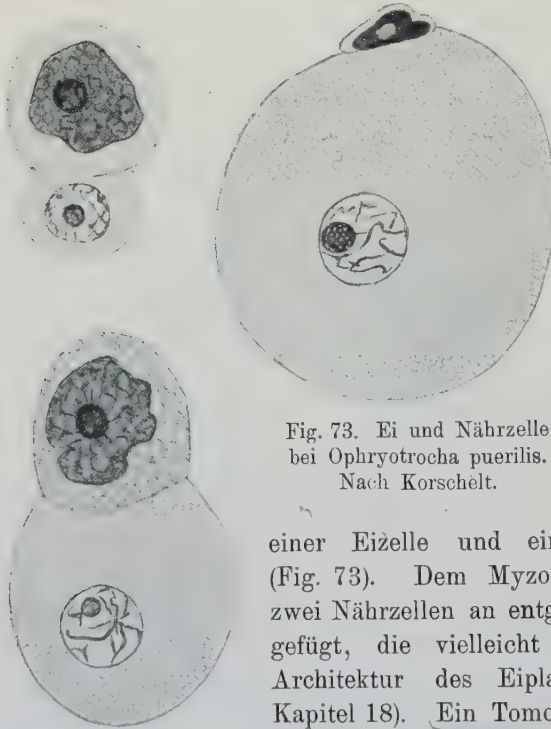
und überflügelt. Als erschöpftes Rudiment hängt endlich der degenerierende Rest mit einem der Pyknose verfallenden Kern dem Ei an. Mannigfache Varianten führen zu recht verschiedenen Zuständen. Es wechselt zunächst die Zahl der beigegebenen Nährzellen. In *Ophryotrocha* lernen wir ein klassisches Beispiel für die Verkoppelung je

Fig. 73. Ei und Nährzelle
bei *Ophryotrocha puerilis*.
Nach Korschelt.

einer Eizelle und einer Nährzelle kennen (Fig. 73). Dem *Myzostomaei* werden stets zwei Nährzellen an entgegengesetzten Polen angefügt, die vielleicht die spätere spezifische Architektur des Eiplasmas bedingen (siehe Kapitel 18). Ein *Tomopterisei* bekommt jedesmal 7 Nährzellen mit. In anderen Fällen ist

die Zahl keine streng fixierte, aber oft wesentlich höhere. So werden wir die *Piscicola*-Nährzellen als je etwa fünfzig an der Zahl kennen lernen. Stets aber treffen wir einen solchen Nährverband als eine entwicklungsgeschichtlich sich meist frühzeitig sondernde, oft auf eine einzige Ausgangszelle zurückführbare und von einer follikulären Hülle umgebene Zellgruppe an, die wenig mehr von den unregelmäßigen entsprechenden Verbänden der Cölenteraten an sich hat.

Daß wir einen deutlich abgeleiteten Zustand vor uns haben, macht das Verhalten der Nährzellen klar, wenn sie noch mit wechselnder Zähigkeit ihre spezifischen Geschlechtszellstadien des



leptotänen und diplotänen Buketts durchlaufen, ohne daß auf diese die Reduktion einleitenden Prozesse jemals eine Teilung einsetzt. Wohl erfolgt dann noch ein meist sehr starkes Zellwachstum wie in der echten Ovocyte, aber im Kern können wir beobachten, wie die Struktur allmählich in die für eine lebhaft funktionierende Drüsenzelle typische übergeht. (Eine solche Parallelerscheinung lernten wir auch Seite 127 gelegentlich der Karyomeritenbildung kennen.)

Es handelt sich hierbei aber nicht einfach um eine späte Entscheidung, sondern um eine phylogenetische Reminiszenz, denn einmal wird schon vorher die jeweils charakteristische Zellgruppe gebildet, und dann werden Bukettstadien auch noch durchlaufen, wenn bereits unter den Ovogonien die Scheidung zwischen Ei- und Nährzellen statthatte. Dies ist bei *Tomopteris* der Fall, wo die 8 Zellen von einer Ovogonie stammen und bereits in der 4-Zellgruppe (Ovogonien), wie dann in den 8 noch ganz jungen Ovocyten eine Zelle durch besondere Größe ausgezeichnet wird.

Weitere Verschiedenheiten innerhalb dieses Typus erklären sich durch die wechselnde Intensität der Sekretion und das endliche Schicksal der Nährzellen, die abgestoßen oder in das Ei aufgenommen werden können; letzteres kommt jedoch bei den Würmern recht selten vor, so daß es uns um so mehr interessieren muß, bei den Archannelliden noch Zustände zu finden, die uns ganz cölenteratenartig anmuten. Bei *Dinophilus* frißt das heranwachsende Ei eine große Anzahl regellos dasselbe umgebende Ovocyten auf, so daß sich oft mehrere noch völlig unversehrte fremde Kerne in seinem Plasma finden.

Etwas eingehender seien noch die Verhältnisse bei *Piscicola* geschildert (Fig. 74). Die an verschiedenen Stellen des *Piscicola*-Ovars vorhandenen Keimlager enthalten Ovogonien und Follikelzellen, eng durcheinander liegend, wie meist, die ersteren mit chromatinreicheren Kernen und dunklerem Plasma. Nach dem Lumen des Eischlauches zu gruppieren sich jeweils einige (4—5) Ovogonien mit zwei oder drei sie umschließenden Follikelzellen zusammen und entwickeln sich von nun an selbständig auf mitotischem Wege zu den einzelnen Nährverbänden weiter. Da die Ausgangszellen, die hierbei vereinigt werden, keineswegs gemeinsamen Ursprung besitzen, wie es etwa bei *Tomopteris* der Fall ist, so gehen auch die Vermehrungsteilungen, die zu etwa 50 jungen Ovocyten führen, nicht gleichzeitig vor sich. Diese Ovocyten schließen dann meist dicht zu einer

soliden Zellkugel zusammen, die etwa einer Morula gleicht, oder weichen gelegentlich derart auseinander, daß in ihrer Mitte eine völlig dem Blastocöl einer Blastula entsprechende, mit Flüssigkeit gefüllte

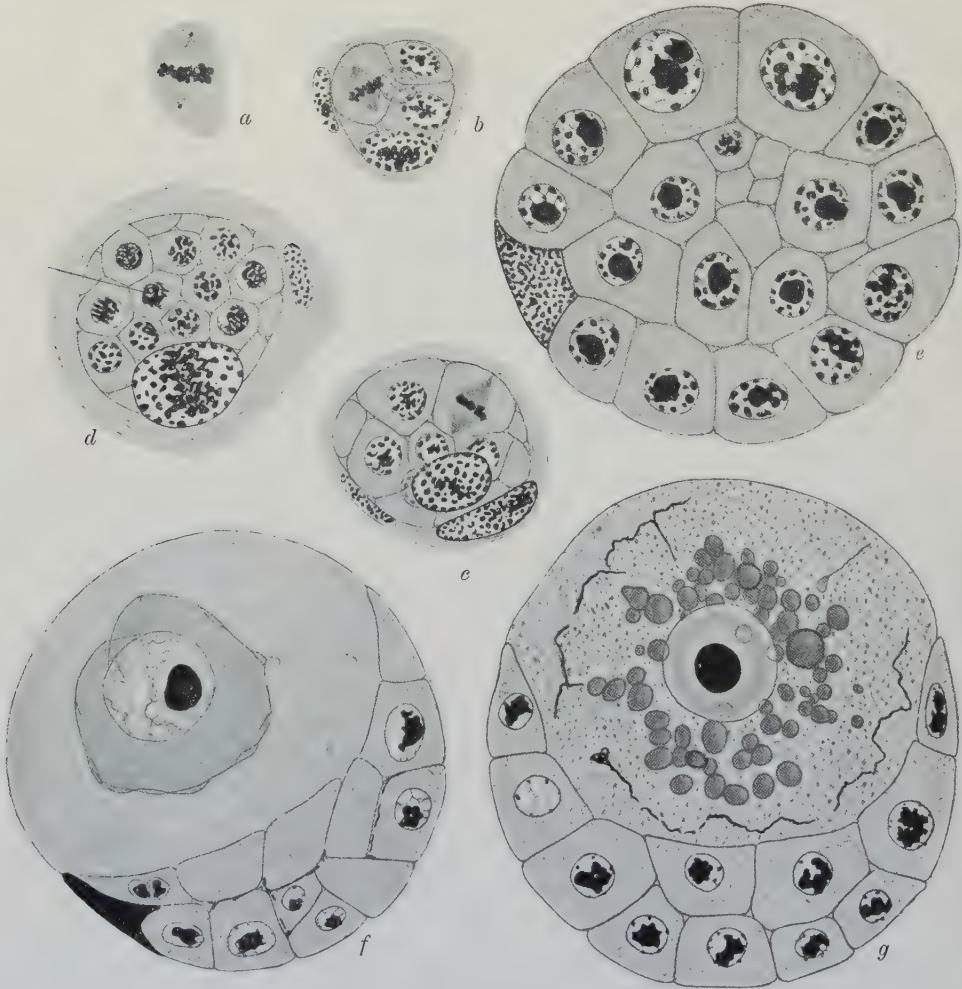


Fig. 74. Ei und Nährzellen bei *Piscicola*. Nach Jörgensen.

Höhlung entsteht. Alle Zellen machen nun ein normales Bukettstadium durch, und nach dessen Ablauf erst zeichnet sich eine, häufig zwei, selten drei Zellen durch ein gesteigertes Wachstum aus. Diese Varianten machen ebenso wie die allgemeine Ausbildung des Buketts einen phylogenetisch älteren Zustand ohne Nähreinrichtungen recht

wahrscheinlich. Im Laufe des ganzen Eiwachstums sezernieren nun die übrigen nur wenig sich vergrößernden Ovocyten in diese besonders ausgezeichnete Schwesterzelle hinein, wobei an Stelle der ursprünglichen fädigen Kernstruktur eine grobschollige Verteilung des Chromatins und ein großer unregelmäßig gestalteter Nukleolus tritt. Wenn endlich das Ei nahezu so groß geworden ist wie die ursprüngliche Gruppe von 50 Zellen, hängen diese als stark verkleinerte degenerierende Reste oberflächlich an, ohne von ihm schließlich ganz aufgenommen zu werden.

Piscicola gibt uns nun aber auch Gelegenheit, eine weitere trophische Eigentümlichkeit kennen zu lernen, die in Ovar und Hoden vorkommen kann, deren sicherlich sehr spezifische Bedeutung aber noch ganz unbekannt ist. Während die übrigen Follikelzellen lediglich der Umhüllung des runden Nährfaches dienen, wandert in der Regel schon auf ganz frühen Stadien eine von diesen mit einem nur ganz geringen Plasmaleib in dieses hinein und vergrößert sich hier außerordentlich. Der sehr chromatinreiche Kern beginnt zu degenerieren, wenn die Eizelle zu wachsen anfängt. Wie gesagt, kommt diese Form einer trophischen Leistung, deren Wesentliches in der selbständigen Funktion einer einzelnen somatischen Zelle besteht, auch anderwärts vor. Bei Hirudineen scheint sie eine regelmäßige Erscheinung zu sein, bei *Hirudo*, *Aulastomum*, *Nephelis* und *Acanthobdella* findet man allerdings in jedem Eikolben nur je eine ganz merkwürdige Somazelle, die aber mit einem reichen System von Fortsätzen mit den einzelnen Nährfächern in Beziehung tritt. Und ähnliche spezifische Nährzellen stellen die Versonschen Zellen im Hoden vieler Insekten, vor allem der Schmetterlinge dar. Schon die Tatsache, daß solche Zellen in beiderlei Geschlechtsdrüsen vorkommen können, und die großen Verschiedenheiten in ihrer Lage und Form von Fall zu Fall deuten an, daß wir in ihnen selbständige Laboratorien für mehrfache unbekannte Bedürfnisse der Keimzellen sehen müssen.

Wir können die Beschreibung der Nähreinrichtungen von *Piscicola* nicht verlassen, ohne der merkwürdigen Strukturen zu gedenken, die das Plasma des wachsenden Eies aufweist. Da sie wohl sicher in unmittelbarem Zusammenhang mit der Sekretion der Nährzellen stehen, findet ihre Schilderung hier am besten Platz. Mit dem Einsetzen des Wachstums des Eies wird ein flüssigkeitsreicheres peripheres Plasma dem dichten und deshalb stärker färbaren Plasma um den Kern rundum angefügt. Bald werden diese

beide Zonen sehr scharf abgegrenzt durch eine lamellöse, stark mit Chromatinfarben sich färbende Haut, die man wohl richtig deutet, wenn man in ihr den Ausdruck einer mangelhaften Mischbarkeit des alten Ausgangsplasmas mit dem neuen auf Kosten der Hilfszellen entstandenen sieht. Da sie im Leben nicht vorhanden ist, bei jeder Fixation aber zum Vorschein kommt, hat man in ihr eine artifizielle Niederschlagsmembran gesehen, die der Begrenzungsfläche zweier verschiedener Plasmen entspricht. Dabei kann es zu teilweisen Aufrollungen der Membran oder zu einer schlierenartigen Durchsetzung beider Plasmasorten kommen, die die wechselndsten Bilder erzeugt; unter diesen sind auch solche, die sich nur durch eine emulsionartige Verteilung des alten Plasmas in dem neuen erklären lassen. Ersteres zerfällt dann von einem bestimmten Zeitpunkt an in Tropfenform, so daß eine breite Zone von Kugeln, die mit einer ebenso scharfen Niederschlagsmembran umgeben sind, den Kern einschließt. Auf ältere Stadien verteilen sie sich im ganzen Ei, ja solche Strukturen finden sich noch während der ersten Reifeteilung (vgl. Fig. 95).

Der Kern ist während dieser ganzen Prozesse außerordentlich chromatinarm, er führt nur stark kondensierte Tetraden und scheint sich recht passiv zu verhalten. Jedenfalls hat diese ihn umgebende Zone nichts zu tun mit spezifischen vitellogenen Ringzonen, wie wir sie früher (Kapitel 8) kennen lernten.

Es fehlt bis jetzt an ähnlichen Erfahrungen, darauf gerichtete Untersuchungen würden aber wohl eine Anzahl gleicher Strukturen in Eiern, die unter ähnlichen Bedingungen wachsen, zutage fördern.

Indem wir die gegenüber den Würmern nicht viel Neues bietenden Nähreinrichtungen der Krustazeen übergehen (vgl. das Kapitel über die Keimbahnbestimmung), gelangen wir zu den interessanten Verhältnissen bei den Insekten. Wenige von ihnen entbehren jeglicher Hilfseinrichtungen, zum mindesten steht stets das Ei unter dem Einfluß somatischer Follikelzellen. Dies ist bei den Apterygoten, den Orthopteren und einem Teil der Neuropteren der Fall. Sonst aber treten auch generative Elemente in den Dienst der Eiernährung. Wir können dann zwei Möglichkeiten unterscheiden. Entweder wird jedem Ei eine bestimmte oder annähernd bestimmte Anzahl von Zellen ausschließlich zugeteilt, so daß in den Eiröhren Nährzellen und Eizellen ständig abwechseln, oder es liegt nur am Ende jeder Eiröhre eine mehr oder weniger mächtige Zellgruppe, die die ernährende Zentrale für mehrere anschließende Eier zugleich darstellt.

Ersteres ist bei Lepidopteren, Dipteren, Koleopteren und Hymenopteren der Fall, letzteres eine Eigentümlichkeit der Hemipteren und ebenfalls einer Anzahl Käfer.

Daß nur eine einzige Nährzelle verwendet wird, ist eine Seltenheit. Es kommt z. B. bei *Forficula* und *Chironomus* vor, so daß man an Verhältnisse wie bei *Ophryotrocha* erinnert wird. Fig. 75 stellt das Ende eines der zahlreichen dichtgedrängten Eischläuche von *Chironomus* dar. Über die ersten Differenzierungsphasen der zwei Zellen ist leider nichts bekannt. Wir treffen an jüngster Stelle vom Follikel gemeinsam umschlossen einen größeren und einen kleineren Kern mit kaum erkennbarer Plasmagrenze, die bereits recht verschiedenen Nähr- und Eizellen. Das Größenverhältnis verschiebt sich nun rasch noch beträchtlich mehr zu Ungunsten des Eikernes, der in der Entfaltung seiner Strukturen ganz stehen bleibt, indem er nur einen sehr kleinen Nukleolus und völlig verklebt daneben das Idiochromatin enthält. Der Nährzellkern aber entfaltet reichliche fein verteilte Chromatinmassen. Das zu ihm gehörige Plasma bleibt feinwabig strukturiert, während in dem nun scharf abgesetzten Ei plasma dem Kern zum Teil an Größe gleichkommende Dotterkugeln sich häufen. In der Folge ist der Eikern in dem trotzdem noch mächtig heranwachsenden Ei ob seiner Unscheinbarkeit kaum mehr aufzufinden. Die sekretorische Tätigkeit der Nährzelle geht ohne weitere äußere Hinweise vor sich. Die Oberfläche, die sie dem Ei zuwendet, scheint dem Stofftransport nirgends Schwierigkeiten zu bieten. Denn besondere Nährbahnen sind nicht ausgebildet. Mit dem Ende der sekretorischen Funktionsperiode verliert auch das Ei sein Wachstumsvermögen. Es erleidet jedoch noch eine Volumenzunahme, indem plötzlich die Grenze zwischen beiden Zellen schwindet und das ganze Nährzellplasma sich in das Ei hinein ergießt, derart, daß vorübergehend aufs neue in dessen Längsachse eine dotterfreie dichte Plasmastraße entsteht. Der Kern der Nährzelle aber bleibt nackt außen liegen, anfangs in das Ei eingedrückt, dann jedoch völlig von ihm abgedrängt. Seine rundliche Gestalt erhält

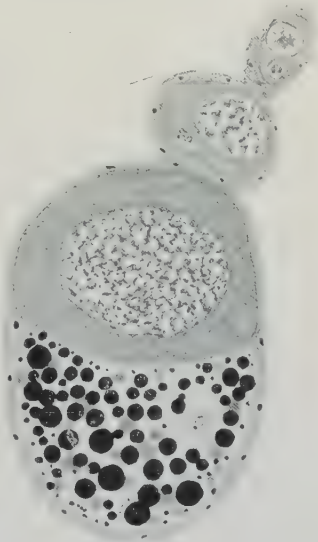


Fig. 75. Ei und Nährzelle bei *Chironomus*. Original.

hierbei Auswüchse und geht, mannigfach zerschnürt, der pyknotischen Degeneration entgegen.

Diese letzte Oberflächenvergrößerung des Kernes hat natürlich nichts mehr mit einer Funktionssteigerung zu tun, wie dies sonst vielfach bei Insektennährzellen der Fall ist, so auch bei der ebenfalls nur eine Nährzelle besitzenden Forficula oder bei zahlreichen Hymenopteren. Hier nehmen die Kerne ja oft ganz extreme, reich verästelte Formen an (Fig. 76), oder aber es treten, wo dies nicht geschieht, oft im Plasma funktionelle Strukturen in Gestalt mehrfacher konzentrischer Lamellenbildungen auf, ähnlich denen, die wir um den Eikern selbst schon kennen gelernt haben (vgl. Fig. 67).

Ferner unterscheiden sich die Hymenopteren und viele andere Insekten mit ihnen von dem eben Geschilderten noch in einer Anzahl von Punkten. Zunächst wird jedesmal eine größere Anzahl von Nährzellen einem Ei beigegeben, das dann mittels einer besonderen Einrichtung mit ihnen in Beziehung tritt. Der größte Teil seiner Oberfläche ist gegen sie durch flachgedrückte Follikelzellen abgegrenzt, die nur eine kleine Stelle in der Mitte freilassen, durch die das Ei einen kleinen Plasmazapfen hinaustreibt.

Unter Umständen besteht hier sogar eine direkte Kommunikation mit einer oder zahlreichen der Nährzellen, wir werden solche Zustände sogleich noch näher kennen lernen (Dytiscus). Auch dann ergießen die Nährzellen zum Schluß ihr Plasma in die Eizelle, vielfach aber gelangt hierbei auch ein Teil der Kerne mit in dieselbe und wird resorbiert (vgl. Kapitel Keimbahnbestimmung).

Anders gelagert sind die Verhältnisse bei den Hemipteren und vielen Koleopteren mit nur je einer Nährzentrale am Ende jeder Eiröhre. Hier lassen sich zwei Typen unterscheiden, einer mit wenigzelliger Nähreinrichtung und einer mit vielzelliger. Da die verschieden alten zu versorgenden Eier in einer Kette hintereinander liegen, stellen sich Schwierigkeiten bezüglich der Zuleitung ein. Bei dem ersten Typus werden diese überwunden, indem die einzelnen Eier durch besondere Nährstränge, Plasmafaserbündel, mit der Nährzellkrone in Verbindung stehen, die die jeweils dazwischen liegenden Eier durchsetzen. Im Herbstovar einer Aphide z. B. liegen die jüngsten Geschlechtszellen, wenig zahlreich, zwischen den Nährzellen mit großen, stark chromatischen Kernen und dem zuletzt mit einem Nährstrang versehenen Ei ohne Kommunikation mit den ersteren. Der Strang des letzteren tritt durch eine weite Öffnung in der Follikelhülle in das Plasma ein und zerfasert sich pinselförmig unweit

von dieser. Durch die gleiche Öffnung aber treten dann noch zwei andere Stränge. Der nächst ältere Strang endet auf dieselbe Weise im nächsten Ei, der dritte durchzieht dieses und endet am Ende

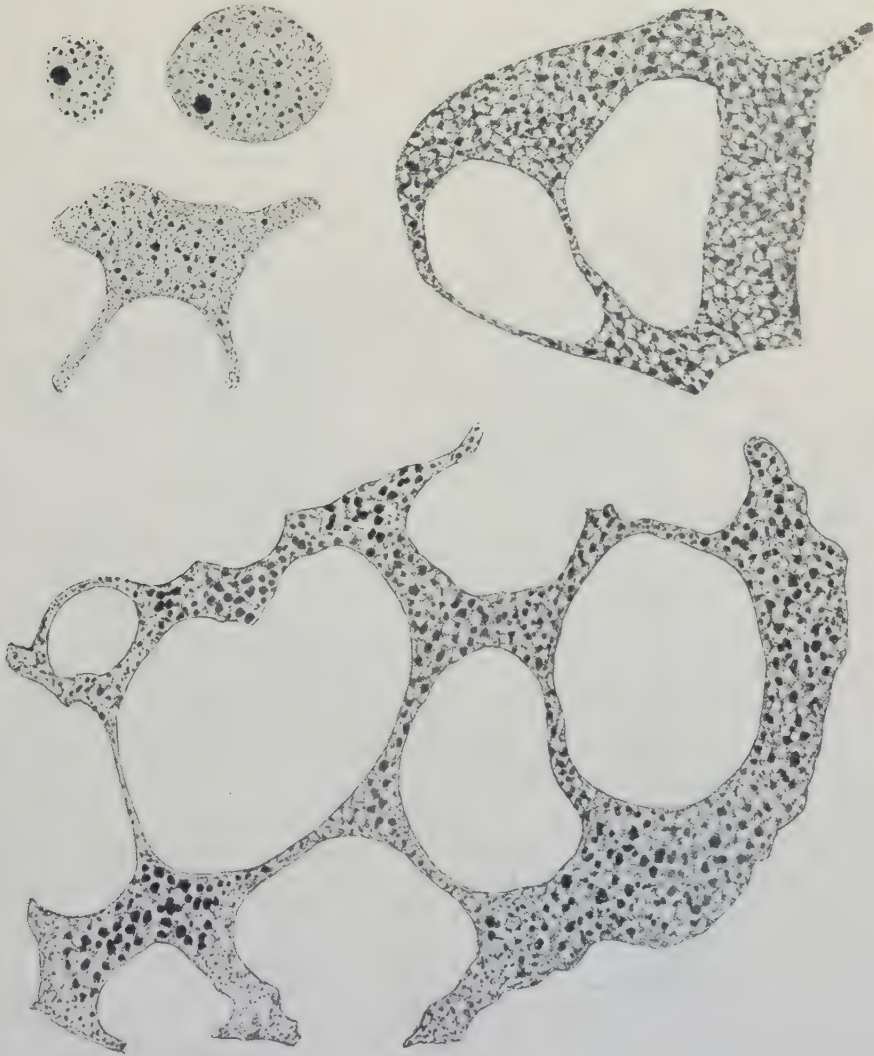


Fig. 76. Entwicklung der Nährzellkerne im Ovarium von *Bombus*. Original.

desselben. Er ist soeben aus dem dritten Ei ausgeschaltet worden, das sich von einem gewissen Alter an von den Nährzellen emanzipiert und vor allem mit Hilfe des Follikels sich weiter entfaltet. Der



Fig. 77. Wintereibildung bei einer Aphide (*Drepanosiphum*). Nach Buchner.

damit überflüssige Strang degeneriert nun in seinem ganzen Verlauf unter merkwürdigen Schlingen- und Knotenbildungen (Fig. 77).

Diese Faserbündel müssen nach alledem gegen das umgebende Plasma wohlisolierte Leitungsbahnen darstellen. Das Sekret scheint geformter und ungeformter Natur sein zu können. Bei *Dytiskus* hat man feine Granula sogar im Leben auf ihnen gleiten sehen.

Die Sommereier der Aphiden zeigen ein viel weniger intensives alimentäres Wachstum, da sie auf weit jüngeren Stadien, nur mit ganz wenig Dotter versorgt, sich parthenogenetisch entwickeln, und der Embryo, nur von einem zarten Follikel umhüllt, von der Leibesflüssigkeit rundum ernährt wird (Fig. 78). Eine gleichzeitige Durchsetzung mehrerer Eier von Nährsträngen scheint daher nicht vorzukommen.

Zikaden, die Homopteren und viele Koleopteren besitzen Nährkolben mit sehr vielen Zellen. Ihre Kerne haben, wie schon einmal erwähnt, die Tendenz, sich amitotisch zu zerschnüren. Mehr am Rande des Kolbens besitzen sie noch deutliche Zellgrenzen, die älteren Zellen aber

rücken in einen ausgedehnten zellenfreien zentralen Teil und degenerieren hier. Die Sekrete der lebenden Zellen und ihre Zerfallsprodukte aber werden von hier den Eiern zugeführt. Sie zu sammeln,

dienen ausgedehnte Faserstrukturen, die den Kolben durchsetzen, dem Transport in die Eier besondere Bahnen, die hiervon abzweigen, aber hierbei nun nicht fremde Eier durchziehen, sondern im Follikel verlaufen.



Fig. 78. Sommereibildung bei Aphis.
Nach v. Baehr.

Das eingehendere Studieren dieser Fülle von Einrichtungen bietet, wie schon eingangs angedeutet, nicht geringes Interesse ob der Aufschlüsse, die wir durch den Vergleich der Nähr- und Eizellkerne zu der Frage nach den Beziehungen zwischen Struktur und Funktion erhalten können, zumal die beiden so verschiedene Wege ein-

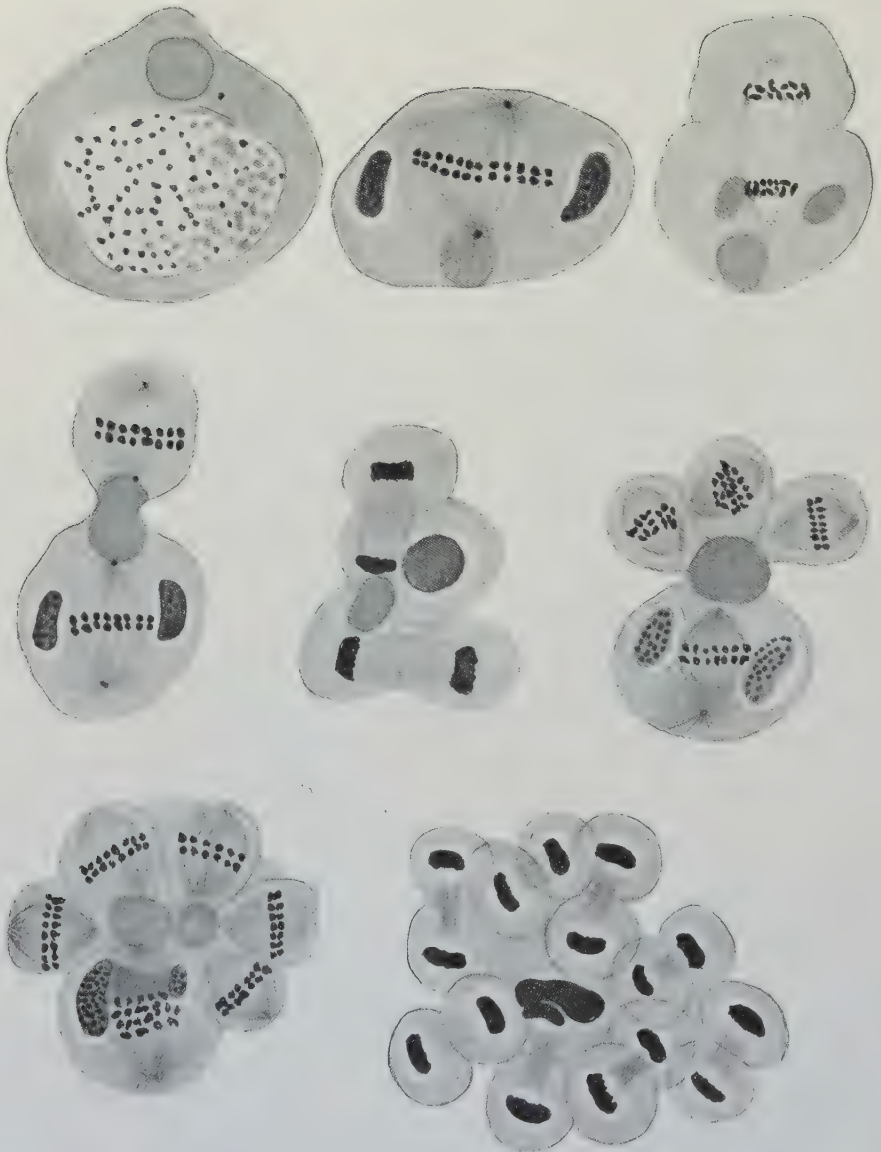


Fig. 79. Differenzierung von Ei und Nährzellen bei Colymbetes.
Nach Günthert.

schlagenden Zellen in allen bisher betrachteten Fällen aufs engste verwandt sind, ja z. B. bei Tomopteris oder bei Chironomus von einer Mutterzelle abstammen, die den Charakter einer Keimzelle besitzt. Damit ersteht aber auch doppelt dringlich die wichtige Frage nach

den Faktoren, die dem gleichen Zellmaterial den einen oder den anderen Entwicklungsgang aufzwingen.

Hierüber aber wissen wir bis jetzt leider sehr wenig. Wir haben schon berichtet, daß bei den Würmern, soweit bekannt, die beiden Zellsorten noch das Bukettstadium durchlaufen; das gleiche ist bei fast allen Insekten der Fall. So kann man in den Endfäden des Hymenopterenovars keine der Bukettzellen zunächst als künftige Eizelle erkennen. Lagebeziehungen, divergente Weiterentwicklung der Kernstrukturen und das allmähliche Anwachsen der Eizelle sind die ersten Kriterien. Nur ein Objekt kennen wir, bei dem der Differenzierungsprozeß mit ganz eigenartigen morphologischen Strukturen Hand in Hand geht, die Dytisciden.

Zunächst machen die Ovogonien hier einige völlig normale Vermehrungsteilungen durch. Plötzlich aber setzt dann eine Differenzierung in der chromatischen Substanz des Kernes ein. Ein Teil der das Kerngerüst bedeckenden Granula sondert sich in einen halbmondförmigen Bezirk, ändert wohl auch seine färberische Reaktion und nimmt keinen Anteil am Aufbau der Chromosomen für die nächste Mitose. Vielmehr verdichtet sich die Substanz selbständig zu einem chromatischen Ring, der die Äquatorialplatte völlig einfaßt und während der Anaphase ungeteilt nur die eine Tochterplatte begleitet, mit deren Chromosomen zusammen er den neuen

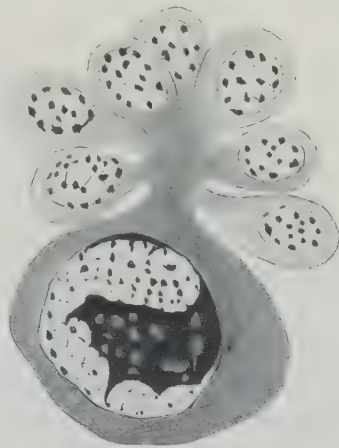


Fig. 80. Vollendete Differenzierung von Ei und Nährzellen bei Dytiscus.
Nach Günthert.

Kern aufbaut. Es folgen nun noch vier weitere Teilungsschritte von gleichem Charakter, die die Abkömmlinge der Ovogonie, in der die Ringsubstanz zuerst auftrat, synchron durchlaufen, nur eine Mitose aber ist jeweils eine Differentialmitose, die übrigen Zellen teilen sich ganz normal in gleiche Teile. Der besonders beladenen Zelle aber wird jedesmal auch ein größerer Protoplasmaleib zugeteilt. Die übrigen ordnen sich an einer Seite ihr aufsitzend zu einer Rosette. Größenverhältnisse und Lagebeziehungen machen es schon wahrscheinlich, daß sie die künftigen Nährzellen darstellen und die Ringsubstanz die Eizelle, beziehungsweise ihren Stammbaum kennzeichnet (Fig. 79 und 80).

Bei den Teilungen werden jeweils ansehnliche Spindelrestkörper gebildet, die sich erhalten und so Kommunikationen zwischen den Nährzellen einerseits und der Eizelle andererseits herstellen. Sie werden zu faserig ausgebildeten Sekretbahnen, die dort, wo sie die Zellgrenzen durchtreten, von kleinen auch sonst an dieser Stelle häufig vorkommenden Ringchen umschlossen werden und auch an verschiedenen Stellen in das Eioplasma direkt einmünden.

Die wachsende Eizelle entbehrt eines typischen Nukleolus. Die Ringsubstanz stellt den Ersatz hierfür dar. Zunächst nur grob vakuolisiert, zerbröckelt sie auf späteren Stadien und erfüllt den ganzen Kern mit feinen Körnchen, recht ähnlich den nukleolenartigen Gebilden, die wir im Gryllenei kennen lernten. Da aber eine Anzahl von Eigenschaften den Körper nicht als Nukleolus zu bezeichnen gestatten, hat man vorgeschlagen, in solchen Fällen von nukleoloiden Substanzen zu reden.

Man glaubte anfangs, als die Verhältnisse des Dytiskus entdeckt wurden, damit einen allgemein gültigen Differenzierungsfaktor des Insektenovars gefunden zu haben. Das hat sich jedoch nicht bestätigt, denn die merkwürdigen Vorgänge scheinen auf diese kleine Gruppe beschränkt zu sein. Wir können sie uns nur in dem Sinne deuten, daß dem künftigen Ei Substanzen trophischer Natur nötig sind, die die Nährzellen trotz ihrer beträchtlicher sekretorischen Leistungen nicht benötigen. Da andererseits diese Substanzen so deutlich den Ersatz für den Nukleolarapparat darstellen, liefert uns auch Dytiskus einen erneuten Beweis für seine aktive Rolle im Ei.

MATERIAL UND TECHNIK

Spongien, Piscicola-(Nephelis-) Ovar, Daphnien, Chironomus-(Forficula-) Ovar, Hymenopteren- und Lepidopteren-Ovar, Aphiden, Zikaden- oder Wanzen-Ovar, Dytiscus-Ovar.

Es empfiehlt sich von Schwämmen *Sycandra raphanus* oder verwandte Sykonen zum Studium zu benutzen. Durch längeres Verweilen in salzsaurem Alkohol muß nach vorausgegangener Fixation mit Sublimat oder einem Sublimatgemisch das Skelett aufgelöst werden, um gutes Schneiden zu ermöglichen. Kieselschwämme müssen mit dem Skelett geschnitten werden. Als Färbung kommt in erster Linie Heidenhainsches Hämatoxylin in Betracht. Ein Umstand, der zu beachten ist, ist der, daß die Entstehung der Geschlechtzellen nicht immer eine im ganzen Körper gleichmäßige ist. Bei *Sycandra* pflegt das untere Drittel des Tieres von ihnen frei zu sein. Im mittleren

Drittel vor allem finden sich die Eier, im oberen, nach dem Oskulum zu, nur Hoden. Die Eier wiederum meiden im allgemeinen die Außenseite des Schwammkörpers, liegen mehr nach der Gastralhöhle zu, besonders gehäuft an den Mündungen der Radiarkanäle in diese, wo die Ernährungsbedingungen günstig sind und das Ausschwärmen der Larven durch das Oskulum erleichtert wird.

Da man *Ophryotrocha* oder *Tomopteris* nur am Meer studieren kann, wird man sich im allgemeinen mit den Hirudineenovarien begnügen müssen. Über *Piscicola* vergleiche Seite 42. Als Ersatz kann recht wohl auch die stets erhältliche *Nephele* dienen, die allerdings etwas andere Verhältnisse zeigt. Die Nährzellen umziehen als ein Syncytium allseitig das Ei und bleiben einem Follikel vergleichbar bis in die Reifeteilungsphase hinein erhalten. Die Tiere müssen im Frühjahr fixiert werden, in den Monaten April und Mai, denn wenn die Kokonbildung schon vorgeschritten ist, befindet sich das Ovar in Rückbildung. Man fixiert mit Sublimat-5proz. Eisessig, nachdem man das Tier vom Rücken her aufpräpariert hat. Um das merkwürdige Fibrillensystem der „Versonschen Zelle“ zu studieren, tut man gut, mit erwärmter Hermannscher Flüssigkeit zu fixieren und mit Eisenhämatoxylin zu färben. (Hermannsche Flüssigkeit: 15 Teile 1proz. Platinchloridlösung, 1 Teil Eisessig, 4 Teile 2proz. Osmiumsäure; die Nachbehandlung ist die gleiche wie bei dem Flemmingschen Gemisch.) Man erhält so ausgezeichnete Bilder.

In den Cladoceren (*Daphnia*, *Moina*) besitzen wir bequeme Objekte, um den Würmern ähnliche Verhältnisse mit einer begrenzten Zahl von Nährzellen im Leben zu studieren (zumeist 3 Nährzellen und 1 Eizelle).

Bei den verschiedenen Insekten, die wir vergleichen wollen, fertige man sowohl Totalpräparate von einzelnen mit Boraxkarmin gefärbten Eiröhren, als auch Schnitte an. Erstere werden den Überblick über die Verhältnisse bedeutend erleichtern. Die Ovarien fixieren wir in Petrunkewitschs Flüssigkeit (Delafieldsches Hämatoxylin, Eisenhämatoxylin, Safranin-Lichtgrün.) Um die einzelnen Stadien bei *Chironomus* zu beobachten, muß man zahlreiche Tiere töten, da jedes Ovar sich im großen und ganzen auf einem Stadium befindet; nur die allerjüngsten Zustände hängen auch alten Eiern als nicht mehr sich weiter entwickelnde Rudimente an. Eben aus der Puppe geschlüpfte Tiere besitzen Eier, wie sie unsere Figur 75 zeigt; das weitere Anwachsen des Eies und das Einströmen des Nährzellplasmas erhält man nur, wenn man die Imagines noch einige Tage leben

läßt, die vorangehenden Stadien umgekehrt, wenn man Puppen und Larven untersucht.

Forficula, die ganz ähnliche Verhältnisse zeigt, findet sich überall unter Brettern und Steinen, unter der Rinde von Zäunen oder im Herbst oft in Menge in den Köpfen von *Cirsium oleraceum*.

Hymenopteren- und Lepidopteren-Ovarien kann man auch ausschließlich den Imagines entnehmen, die mannigfachsten Tiere können hierzu dienen (vgl. Seite 131).

Aphiden sind überall zu haben. Im Herbst findet man die Tiere in Wintereibildung begriffen. Viele Formen bilden keine längeren Eiröhren, sondern statt diesen nur je ein großes Ei, dem ein zweites rudimentäres Ei und die Nährkammer aufsitzt. Schöne Eiröhren hat das auf Ahorn sehr häufige große *Drepanosiphum*. Man tut gut die Ovarien in der Fixierungsflüssigkeit (Carnoysches oder Petrunkewitschs Gemisch) herauszupräparieren. Bezüglich der anatomischen Verhältnisse siehe Balbiani. Die Einrichtungen der Sommer-eier studiert man am besten, indem man trüchtige Weibchen öffnet, ihnen die zahlreichen Embryonen entnimmt und diese allein schneidet; sie bergen nämlich in sich bereits wieder zahlreiche Eier, ja sogar Embryonen bis auf späten Blastodermstadien (Eisenhämatoxylin).

Vielzellige Nährkolben besitzen die Hemiptera heteroptera, also die Baumwanzen, die Syromastes- und Lygaeus-Arten, *Pyrrhocoris* usw. durchweg. Unter den Heteroptera aber nur einige Gruppen, so besonders schön die Zikaden, etwa *Cicada orni* (siehe Seite 37), die Phytophthiren jedoch nicht. Unter den Käfern kommt auch das schon wegen seiner Strukturen um den Eikern herangezogene *Anobium* in Betracht, sowie die Rüsselkäfer.

Dytiscus und seine Verwandten, *Acilius* und *Colymbetes*, die fast die gleichen Verhältnisse aufweisen, müssen zur rechten Zeit gesammelt werden, um zahlreichere Mitosen in den Endfäden des Ovars zu besitzen. April und Mai sind hierzu günstig. Als Fixierung wird das Hermannsche Gemisch genommen, besonders erhitzt auf 60—70°. Doch tut auch die Flüssigkeit nach Petrunkewitsch gute Dienste. Man färbt am besten mit Eisenhämatoxylin-Lichtgrün oder mit Safranin-Lichtgrün.

Literatur

Balbiani. *Mémoire sur la Génération des Aphides*. Ann. Soc. nat. Zool. (5) vol. 11, 14, 15. 1869, 1870, 1872.

- Giardina, A.** *Origine dell'oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus.* Intern. Monatsschr. Anat. Physiol. 18. Bd. 1901.
- Görrich, W.** *Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Poriferen und Cölateraten nebst Bemerkungen über die Oogenese der ersteren.* Zeitschrift wiss. Zool. 76. Bd. 1903.
- Gross, J.** *Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums.* Zool. Jahrbücher. Abt. Anat. 18. Bd. 1903.
- — *Untersuchungen über die Ovarien von Mallophagen und Pediculiden.* Zool. Jahrbücher. Abt. Anat. 22. Bd. 1905.
- Günther, Th.** *Die Eibildung der Dytisciden.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 30. 1910.
- Jörgensen, M.** *Beiträge zur Kenntnis der Eibildung, Reifung, Befruchtung und Furchung bei Schwämmen (Sykonen).* Arch. f. Zellforsch. 4. Bd. 1910.
- — *Untersuchungen über die Eibildung bei Nephelis vulgaris Moquin Tandon (Herpobdella atomaria Carena).* Arch. f. Zellforsch. 2. Bd. 1908.
- — *Zellenstudien II. Die Ei- und Nährzellen von Piscicola.* Arch. f. Zellforsch. 10. Bd. 1913.
- Korschelt, E.** *Über Ophryotrocha puerilis.* Zeitschrift wiss. Zoolog. 57. Bd. 1893.
- — *Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums.* Zeitschrift wiss. Zool. 44. Bd. 1886.
- Maas, O.** *Über die erste Differenzierung von Generations- und Somaxellen bei den Spongien.* Verh. deutsch. zool. Ges. 1893.
- Paulcke, W.** *Über die Differenzierung der Zellelemente im Ovarium der Bienenkönigin.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. 14. Bd. 1900.
- Senna, A.** *Ricerche sull' oogenesi di Tomopteris elegans Chun.* Archivio di Anat. e di Embriol. vol. 9. 1910.
- Weehler, W. M.** *The maturation, fecundation and early cleavage of Myxostoma glabrum.* Arch. de Biol. t. 15. 1897.
-

10. Kapitel

Somatische Nährzellen des Eies und Hüllbildungen

Die Hilfseinrichtungen des Eies, zu denen somatische Zellen herangezogen werden, sind nicht weniger mannigfach, als die Nährzellapparate aus generativen Zellen, den abortiven Keimzellen. Hierher sind alle follikulären Bildungen zu rechnen, die das Ei umgeben. Im einfachsten Falle ist eine solche besondere Zellage um die Eioberfläche rein mechanisch durch das Wachsen der Eizelle bedingt. Durch den Druck, der hierbei auf das umgebende Gewebe ausgeübt wird, kann eine Anzahl benachbarter Zellen in innigeren Kontakt mit dem Ei treten, als die dahinterliegenden; oder auch, wenn das älter werdende Ei sich aus dem Verband des Keimlagers nach dem Lumen der Drüse zu hinausdrängt, wie dies z. B. bei den Echinodermen der Fall ist, wird hierdurch ein Teil der umgebenden Somazellen sich als dünnere Hülle von den Schwesterzellen sondern müssen.

Solche Follikel werden dann notwendig zu Durchgangszellen für die Nährstoffe, die das Ei aus der Umgebung allseitig aufnimmt, soweit nicht auch schon in solch einfachen Fällen besondere Nährbahnen ausgebildet sind, wie wir sie im Ovar der Mollusken oder der Holothurien beobachten können. Hier wird die Ansatzstelle an der Ovarialwandung Ausgangspunkt komplizierterer Einrichtungen.

Bei *Cyclas* z. B. ist es leicht, die jüngsten Ovocyten im einschichtigen Epithel der Drüsenwandung aufzufinden und ihre allmähliche Entwicklung zu verfolgen (Fig. 81). Anfangs sitzen die birnförmigen Zellen, die sich vor allem durch ihr dunkel granuliertes Plasma von den indifferenten Epithelzellen unterscheiden, mit ihrer Breitseite der äußeren Wandung des Epithels, d. h. der dort gebildeten Basalmembran, auf. Das sich steigernde Wachstum drängt jedoch bald den größeren Teil der Zelle, in den auch der Kern eintritt, in das Lumen hinein, derart, daß nun nur noch ein Stiel die Verbindung mit der Basalmembran herstellt. Diesem legen sich die sich streckenden nächsten Epithelzellen dicht an, so daß das Ei

wie in einer Manschette steckt, und von diesen ernährendes Material leicht übergeleitet werden kann. Denn diese Zellen und das schmale Fußende der Eizelle stellen nun in erster Linie die Straße der Nährsubstanzen dar, was in den Epithelzellen durch feine Granulationen zum Ausdruck kommt, in dem Eistiel aber durch ein besonders strukturiertes faseriges Protoplasma, das kegelförmig auf den Kern zu führt. Das Objekt gestattet auch mit Deutlichkeit die von der



Fig. 81. Bildung des Eies und der Dotterhaut bei *Cycas*.
Nach Stauffacher.

Eioberfläche selbst ausgehende Bildung der Eimembran zu beobachten, die nur den jeweils freien Teil der Zelle überzieht, so daß sie mit dem allmählichen Heraustreten des Eies aus dem Epithel schrittweise ergänzt werden muß, und nur eine Stelle, die künftige Mikropyle, freiläßt (vergleiche das Folgende über die Eihüllen).

Geringe Modifikationen führt uns das *Anadonta*-Ei vor (Fig. 82). Hier ist das ganze viel flachere Ovarial-Epithel mit grobkörniger Dottersubstanz gefüllt und der in diesem verbleibende Fußteil der Eizelle mit ihr durch ein mächtig in dasselbe ausstrahlendes Fibrillen-

system verknüpft, das an Insekten erinnernd an dem engsten Teil des Stieles durch eine merkwürdige Ringbildung zusammengefaßt wird. Wie endlich die Stiele eine enorme Länge erreichen können, belehrt uns die marine Scrobicularia, bei der sie fast den dreifachen Durchmesser des eigentlichen Eies erlangen.

Auch die Echinodermen entwickeln ähnliche Verhältnisse aus dem bei Seesternen und Seeigeln Angebahnten. Die Holothurien-Eier nämlich besitzen an der gleichen Stelle einen ausgesprochenen Stiel, in dem das Plasma in der Richtung des anzunehmenden Nährstromes faserig umgebildet ist und diese Fasern pinselförmig in das eigentliche Ei ausstrahlen.

Wenn wir solchen besonders differenzierten Stellen mit ziemlicher Sicherheit eine aktive sekretorische Tätigkeit zuschreiben dürfen,

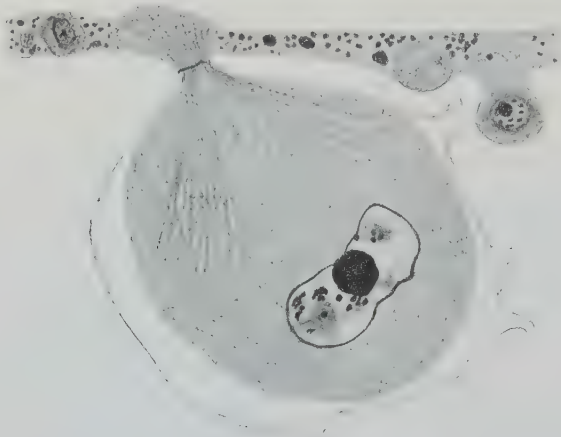


Fig. 82. Ei von Anadonta. Nach C. C. Schneider.

so gilt dies kaum auch für die plasmaarmen spärlichen Follikelzellen etwa eines Seeigeleies. Doch wird eine solche aus derartigen Anlagen an den verschiedensten Stellen im Tierreich entwickelt. Schon bei den Poriferen kennen wir Formen mit kümmerlichen abgeplatteten Follikelzellen neben anderen mit plasmareichen, mit dotterartigen Körnchen dicht gefüllten. Die Cölenteraten haben zumeist schwach entfaltete Follikel, ebenso wie erwähnt die Echinodermen, bei denen sie an älteren Eiern ganz degenerieren können. Unter den Würmern wird der Follikel vielfach durch die Art, wie generative Nährzellen das Ei umhüllen, von untergeordneter Bedeutung.

Von großem Wert für die Speicherung der Reservestoffe des Eies wird die Einrichtung aber vor allem bei den Insekten, während die übrigen Arthropoden meist nur schwach entwickelte Follikel besitzen. Wir erinnern an die Histologie des Spinnenovars, wo das Ei sich nicht nach dem Lumen des Ovars, sondern nach außen hin vorwölbt und dabei nur eine dünne Peritonealhülle mit sich nimmt. Eine sich regelmäßig anordnende Gruppe von Epithelzellen aber bildet einen Stiel, der den Zusammenhang des Eies mit dem Ovar bewerkstelligt und wohl auch für den Nahrungsstrom von Bedeutung ist (Fig. 83). Anders ist das bei den Insekten. Hier wird das Ei von einer hohen einzelligen Schicht umschlossen, die aktiv in dasselbe hinein sezer-

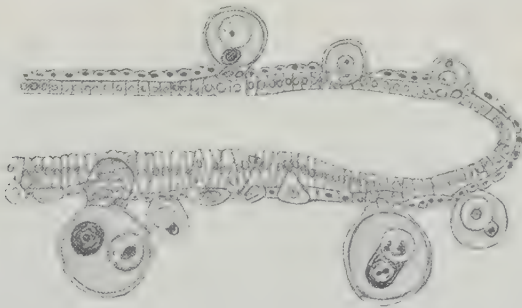


Fig. 83. Teil des Ovars von *Tegenaria domestica*. Nach Balbiani.

niert (Fig. 84). Dafür sind Belege einerseits das Vorhandensein fädiger Strukturen, wohl von Mitochondriennatur, das Auftreten besonderer Sekrettröpfchen und ihre stark chromatischen Kerne, anderseits die Tatsache, daß die ersten Dotterkörner dicht unter der Eioberfläche auftreten, ja unter Umständen das Insektenei mehrere konzentrische, nach dem Follikel zu orientierte Deutoplasmazonen unterscheiden läßt. Auch die durch Amitose erzielte Oberflächenvergrößerung der Kerne bei den Hemipteren (vgl. Fig. 12) spricht für eine gesteigerte Tätigkeit dieser Zellen. Im einzelnen Falle jedoch die Funktion der eigentlichen, ja meist daneben vorhandenen Nährzellen von der des Follikels streng zu scheiden, ist kaum möglich.

Daneben besitzt dieser jedoch noch Aufgaben, die jenen nicht zukommen, er bildet um das Ei das Chorion, eine anfangs dünne, dann aber oft sehr erstarkende Cutikula, die vielfach komplizierte oberflächliche Skulpturen und mehrere innere Schichten aufweisen kann. Mit dem vom Ektoderm gebildeten Chitin hat diese Substanz, das Chorionin, nichts zu tun, sie ist vielmehr dem Keratin chemisch näher verwandt. Ihre Entfaltung ist mannigfach mit der Biologie des be-

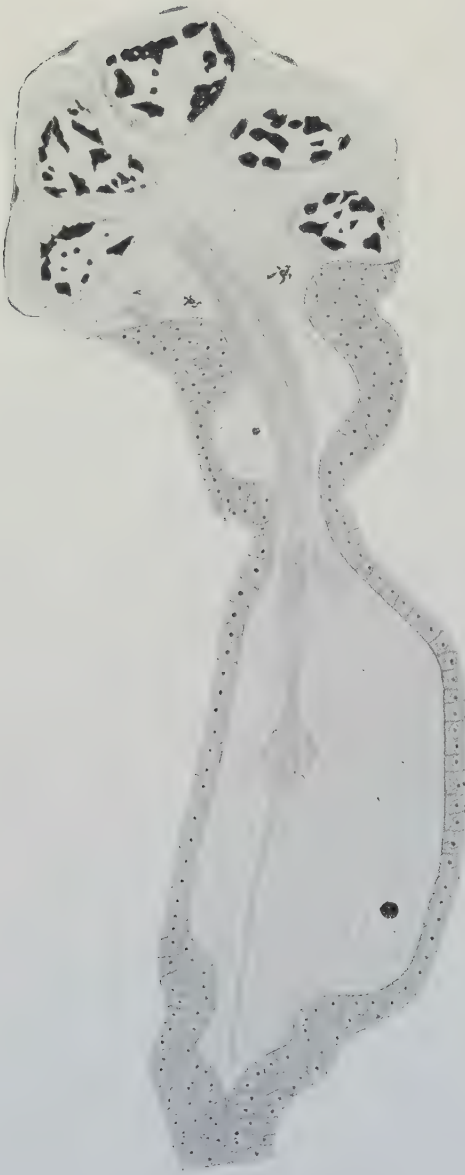


Fig. 84. Wintereibildung bei einer Aphide.
Nach Buchner.

treffenden Insektes verknüpft. Sie kann das Ei den Einflüssen der Atmosphäre gegenüber widerstandsfähiger machen; um ihm trotzdem genügend Luft zuzuführen, werden vielfach besondere Poren durch lange bestehen bleibende Zellfortsätze ausgespart. In anderen Fällen, bei Wasserinsekten, werden luftgefüllte Schwebepara-
parate entfaltet, oder besondere Vorrichtungen, das Ei zu verankern. Dadurch, daß auch hinter dem Ei die den Follikel verlängernden Zellen noch Chorionin ab-scheiden, werden die verschie-densten Eistiele gebildet, die bei der Ablage zuerst den Leib verlassen und mittels ihrer klebrigen, rasch erstar-renden Oberfläche auf der Unterlage haften. Wir können all die komplizierten Bildungs-
wege hier nicht weiter ver-folgen, so interessant sie oft in ihren Einzelheiten sind.

Eine solche feste Eihülle, die schon vor der Besamung sich entwickelt, macht be-sondere Einrichtungen nötig, die dem Spermium den Ein-tritt gestatten. Hierfür wird auch tatsächlich schon wäh-rend der Chorionbildung über-all durch Aussparen eines

oder mehrerer Kanälchen meist am vorderen Eipol, seltener auch seit-lich oder hinten gesorgt, indem eine entsprechende Zahl besonderer Follikelzellen längere Fortsätze nach dem Ei zu senden. Auch bei

Wirbeltieren können auf solche Weise Mikropysten gebildet werden, wenn schon die hier vorhandene Eihülle, wie wir sehen werden, höchst wahrscheinlich nicht mit der der Insekten identisch ist (Fig. 85).

Denn wir dürfen solche Chorionbildungen nicht verwechseln mit Hüllen, die das Ei selbst an seiner Oberfläche ausscheidet, mit den primären Eihüllen, die als einfache Dotterhäute oder als *Zonae radiatae* entwickelt sein können. Es handelt sich bei der ersteren um eine Erhärtung der obersten Schicht des Eiplasmas, die sich von diesem schließlich ganz sondert. Sie kann sich allmählich während des Eiwachstums bilden; das konnten wir schon bei *Cyclas* sehr gut verfolgen (Fig. 81), auch das *Sagitta*ovar eignet sich hierzu vorzüglich; oder aber ihre Abhebung erfolgt erst nach dem Eintritt des Spermiums in ungleich stürmischerer Weise (bei den Echinodermen; vgl. Kap. 12).

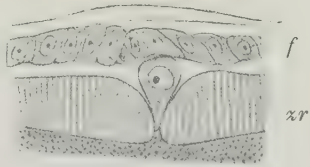


Fig. 85. Mikropystenbildung bei *Pygosteus pungitius* (Knochenfisch).
f Follikel. xr Zona radiata.
Nach Eigenmann.

Die Mikropystenbildung kann dadurch modifiziert werden. Bei *Cyclas* stellt sie eine Öffnung in der Dotterhaut dar, die notwendig dort entstand, wo das Ei mit dem Epithel im Verband geblieben war. Bei *Sagitta* ist sie durch eine besondere Zelle garantiert, über deren weitere Funktion wir noch hören werden (Kap. 19. Fig. 86); bei Echinodermen entsteht eine ähnliche Öffnung wohl stets auch dort, wo die Zelle vordem am Ovar angewachsen war und gewissermaßen eine Narbe besitzt. Sie als Mikropyle zu bezeichnen, geht aber hier nicht gut an, da trotz dieser Einrichtung das Ei allseitig besamt werden kann,

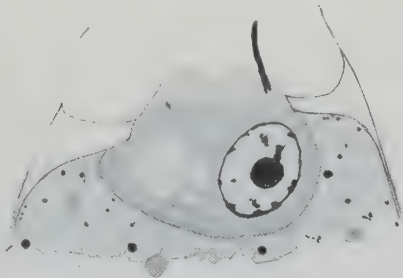


Fig. 86. Mikropystenbildungszelle bei *Sagitta*. Nach Buchner.

wenn auch vielleicht diese Stelle etwas bevorzugt ist. Wir können uns aber an der Hand dieser Erscheinung vorstellen, auf welchem Weg eine Eizelle einen Mikropystenapparat erwerben kann. Eine weitere Komplikation stellt sich hier durch das Vorhandensein einer auch sonst nicht seltenen, breiten Gallerthülle ein, die von dem „Mikropystenkanal“ ebenfalls durchbohrt werden muß (Fig. 87); sie wird wohl sicher von den Follikelzellen gebildet und ist daher dem Chorion gleichzustellen.

Auch die Insekten können primäre Eihüllen neben dem Chorion aufweisen, sogar in der eigenartigen Form einer *Zona radiata*, die sonst vor allem den Wirbeltieren eigen ist und auf die wir daher später zurückkommen werden.

Nachzutragen ist noch das endliche Schicksal des Insektenfollikels. Mit der Ausscheidung des Chorions hat er sich erschöpft. Ob es Fälle gibt, bei denen er völlig in dieses aufgeht, steht nicht ganz fest. Gewöhnlich jedenfalls bleibt er nach dem Austreten des Eies zurück,



Fig. 87. Furchung und Gastrulation beim Seeigel (*Strongylocentrotus lividus*).
Nach Boveri.

wird zusammengefältelt und geht an der Basis des nächst alten Eies als eine Art *Corpus luteum* der Resorption entgegen.

Die ernährende Bedeutung des Follikels wird besonders klar in den wenigen Fällen, in denen eine reiche Faltung desselben und damit eine weitgehende Zerklüftung des Eies eintritt, um eine größere sezernierende Oberfläche zu erzielen. Dies geschieht bei vielen Cephalopoden in ganz enormer Weise, kommt aber auch bei Selachiern und einigen Insekten in weniger ausgeprägter Form vor.

Bevor wir die Bildung der zahlreichen Follikelhüllen der Wirbeltiereier betrachten, müssen wir noch bei den Verhältnissen verweilen,

die uns die Ascidien bieten. Hier tritt eine merkwürdige Sonderung in zweierlei Follikелеlemente ein, die Follikelzellen im engeren Sinne und die sog. Testazellen. Zu Anfang ist das junge Ei nur von einigen zerstreuten Follikelzellen bedeckt; diese teilen sich jedoch rasch und überziehen es bald in geschlossener einschichtiger Reihe. Die Eizelle ist dann aus dem Ovarialepithel hervorgetreten und hängt mit ihm nur noch durch einen hohlen Stiel zusammen (Fig. 88). Nun setzt die Bildung der Testazellen ein, indem einige Follikelzellen aus dem geschlossenen Verband treten und in das Eiplasma einwandern, bis sie einen zweiten inneren Ring von Zellen darstellen. Unter Umständen



Fig. 88. Ovarium von *Clavellina lepadiformis* (Querschnitt).
Nach Floderus.

treten sie auch tiefer in das Plasma ein und durchsetzen es. Jedenfalls aber degenerieren sie gegen Ende des Eiwachstums und werden vom reifen Ei wieder ausgestoßen. Welche speziellen Leistungen die Zellen dem Follikel gegenüber verrichten, ist nicht genauer bekannt, sicherlich aber handelt es sich auch hier um eine trophische Hilfseinrichtung, vielleicht liefern sie das im Ascidiei vorkommende gelbe Pigment (Kap. 18). Gegen Ende ihrer Funktion findet man vielfach ihr Plasma mit stark färbbaren Massen beladen. Man hat die Ansicht geäußert, daß dies die Reste von vorher im ganzen Ei verteilten und mit dem Abschluß der Dotterbildung auf die Peripherie beschränkten chromatinartigen Schollen sind, die die Testazellen wie Phagocyten aufnehmen (Fig. 89).

Früher hatte man vielfach angenommen, daß diese Zellen Knospungsprodukte des Eikerns seien. Dies besteht also sicherlich nicht zu recht; ebensowenig die alte Anschauung, daß sie bei der Bil-

dung des Ascidienmantels noch eine Rolle spielen, die ihnen auch den Namen eingetragen hat. Sie hängen lediglich der jungen aus-
schlüpfenden Larve noch an, die sie mehr oder weniger rasch abstreift.

Nur einen merkwürdigen Fall hat man kennen gelernt, in dem die Testazellen tatsächlich eine Zeitlang die Embryonalentwicklung

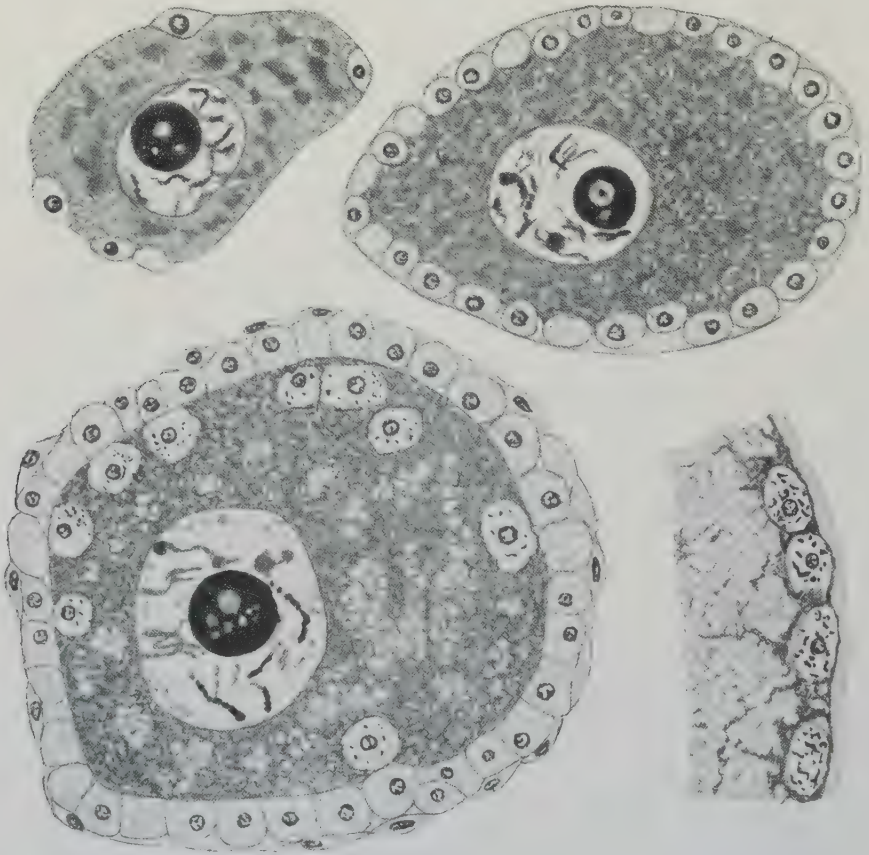


Fig. 89. Testazellbildung bei *Styela*. Nach Schaxel.

noch mitmachen, nämlich bei Pyrosomen. Hier erklärt sich das aber auf überraschende Weise. Die Leuchtorgane dieser Tiere sind tatsächlich Pilzorgane und zum Zweck der Vererbung auf die Nachkommen werden in der heranwachsenden Ovocyte die Testazellen von den Pilzen infiziert und während der Furchung tief in den Embryo einbezogen.

Noch beträchtlich kompliziertere Follikelbildungen werden bei den Vertebraten entfaltet. Zunächst finden wir allerdings auch

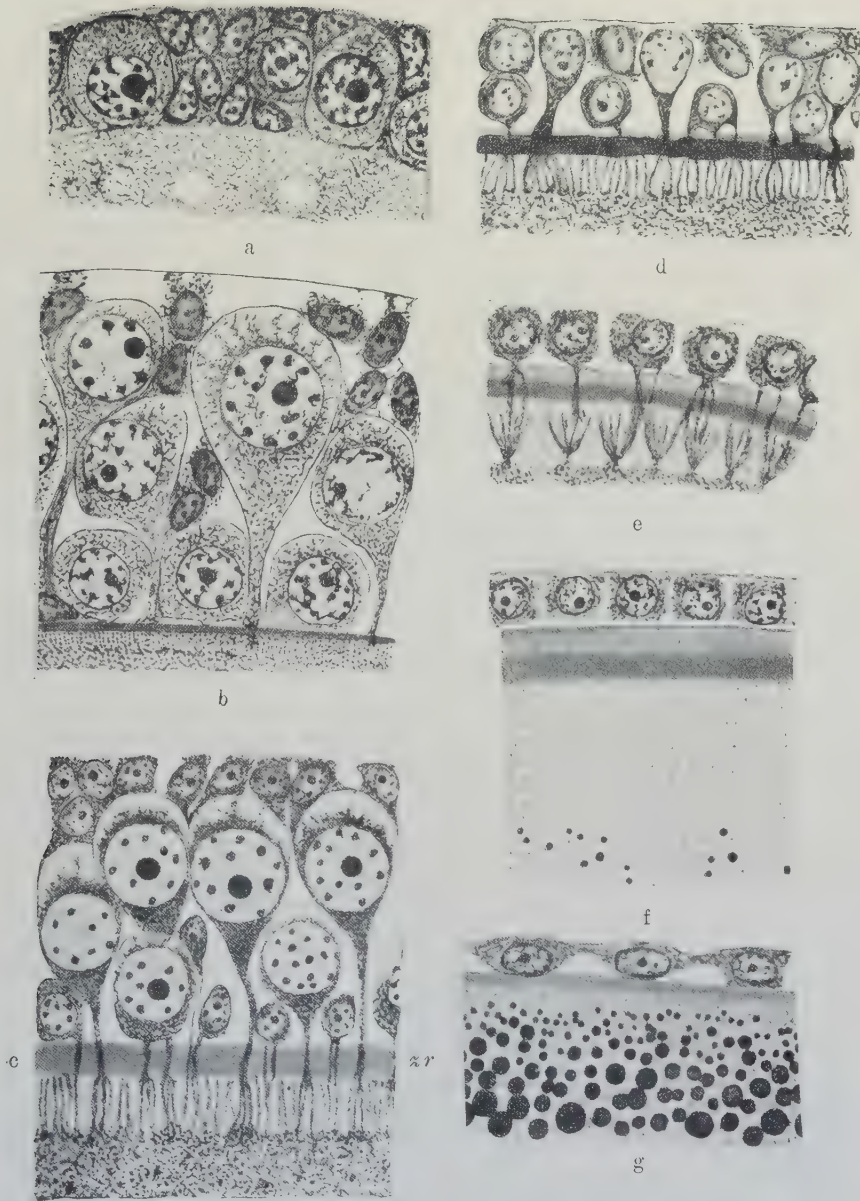


Fig. 90. Entstehung der Eihüllen bei *Lacerta viridis*. Nach Retzius.

hier einfache Zustände. Eine ganz spärliche Zellhülle besitzt das Amphioxusei, einschichtige, wenn auch dicht geschlossene Follikel kommen bei zahlreichen Fischen, bei einigen Haien, bei allen Amphi-

bien und Vögeln vor. Bei den Barscheiern wird zwischen den einzelnen Follikelzellen eine mächtige Gallertmasse ausgeschieden, die diese auseinanderdrängt und zu langen, dünnen Pfeilern umbilden läßt, die sich oben verbreiten, um den Kern aufzunehmen, unten verästeln, um mit dem Eiplasma in Verbindung zu treten.

Überall, wo mehrschichtige Follikel gebildet werden, geht ein primitiver, einschichtiger Zustand voraus. So auch bei den Reptilien, von denen wir *Lacerta* als ein ganz besonders schönes Objekt noch etwas genauer betrachten wollen. Frühzeitig erkennt man schon zweierlei Zellen im Follikel, große, die ganze Höhe einnehmende mit runden Kernen und kleine mit mehr ovalen Kernen, die in mehrfacher Schicht zwischen ersteren liegen können (Fig. 90a). Das Ei begrenzt dann eine zarte Membran, die als erste Anlage der *Zona radiata* anzusehen ist. In der Folge wächst diese Haut und ebenso die großen Follikelzellen, indem sie zum Teil keulen- und birnförmig werden und ausgesprochene Fortsätze nach dem Ei senden, zum Teil rundlich bleiben und zwischen den Stielen der anderen dem Ei anliegen; die kleinen Zellen werden mehr distal verlagert (Fig. 90b), die Zellfortsätze aber treten durch die Membran des Eies und gehen unmittelbar in sein Plasma, sich mehrfach verästelnd, über. Auf etwas späteren Stadien wird der Follikel noch etwas höher, die Eimembran dicker und deutlich von zahlreichen feinen radiären Kanälchen durchsetzt, so daß wir es jetzt mit einer charakteristischen *Zona radiata* zu tun haben (s. auch Fig. 86), die also als selbständige Differenzierung des Eies, als primäre Eihülle, ähnlich der Dotterhaut, entstand.

Seltsam ist nun — und das gilt ganz allgemein für die Wirbeltiere, mit Ausnahme der Säugetiere —, daß diese sichtlich bedeutungsvolle trophische Einrichtung an sehr jungen Eiern lange vor einer lebhaften Dotterablagerung ihren Höhepunkt erreicht und während dieser eine Rückbildung durchläuft bis zu einem flachen wieder einschichtigen Epithel (Fig. 90d — e). Zunächst wird der Follikel niedriger und die großen Zellen verlieren an Umfang. Ihre Kerne werden chromatinarm und machen einen erschöpften Eindruck. Schließlich erscheinen sie so klein, daß sie sich von der zweiten Sorte nicht mehr unterscheiden. Mit dieser rücken sie in eine Reihe und werden von dem sich immer mehr dehnenden Ei flach gezogen. Auch die *Zona radiata*, die zeitweise zwei Unterabteilungen erkennen ließ, wird so etwas niedriger. Die Sekretionsperiode der Follikelzellen wird also von einer zweiten abgelöst, in der sie lediglich ähnlich etwa einem

Echinodermenfollikel als Durchgangszellen dienen für Nährstoffe, die nur den Blutbahnen entstammen können, die die bindegewebige Umgebung des Eies durchziehen.



Fig. 91. Entstehung des Follikels bei der Katze.
Original.

Über die Bedeutung der Zona radiata wissen wir nichts Bestimmtes auszusagen. Man schreibt ihr vielleicht mit Recht das Ei in irgendeiner Weise schützende chemisch-physikalische Aufgaben zu.

Der Säugetierfollikel erleidet keine solche Rückbildung, er zeigt vielmehr die mächtigste nutritorische Einrichtung, die wir kennen.

Die Eibildung geht vom Keimepithel aus, von dem einzelne Zellen (Ovocyten) in das darunterliegende Stroma einsinken und von einer besonderen einschichtigen Follikelhülle (Granulosa) umgeben werden. Verfolgen wir den Vorgang bei der Katze weiter, so wird dieses Epithel bald etwas höher und ein Teil der Zellen verliert den Zusammenhang mit der Oberfläche des Eies, andere rücken mehr in die Tiefe und bilden einen zunächst lockeren zweiten Ring um dasselbe (Fig. 91). Diese Sonderung wird in der Folge viel deutlicher einmal,



Fig. 92. Follikel und Plasma eines Kaninchen-
eies mit Mitochondrien. Nach Russo.

weil sich beide Zonen schärfer von einander abgrenzen und dann, weil zwischen beiden, die inzwischen vielschichtig geworden sind, an einer Seite ein Hohlraum entsteht, in den eine ernährende Flüssigkeit, der Liquor folliculi, sezerniert wird. Dieser Raum wächst stark heran, so daß die Eizelle mit dem sie umhüllenden Teil der Follikelzellen als ein Vorsprung in die Flüssigkeit hineinragt (Discus proli-gerus). Unmittelbar um das Ei differenziert sich noch ein wenig-schichtiges Epithel, das den gleichen innigen Kontakt mit dem Ei-plasma besitzt, wie wir ihn bei der Eidechse kennen lernten,

indem es feinste Fortsätze durch die Poren der Zona radiata in das Ei hinein sendet.

Der direkte Anteil dieser Zellen an der Ernährung des Eies hat sich auch auf experimentellem Wege am Kaninchen erhärten lassen. Die Mitochondrien, die hier die Follikelzellen erfüllen, nehmen bei Lezitineinspritzungen zu, bei Hunger ab. Es läßt sich zudem ein direkter Zusammenhang dieser Substanz mit den Mitochondrien des Ei-plasmas wahrscheinlich machen, da man eine Imprägnation der Plasma-brücken mit gleichen oder ähnlichen Stoffen beobachtet hat (Fig. 92).

Ist der Follikel reif, so platzt er, und das Ei gelangt durch die Tube in den Uterus. Die zurückbleibenden Zellmassen wuchern noch eine Zeitlang weiter, bis sie der Resorption verfallen (Corpus luteum).

Mit diesem Überblick haben wir die Mannigfaltigkeit sekundärer Nähr- und Schutzeinrichtungen des tierischen Eies keineswegs erschöpft. Vielfach handelt es sich ja sogar hierbei auch um Produkte außerhalb des Ovars gelegener Organe, um Gallerthüllen, Kalkschalen, Eiweißmassen, die erst von der Wandung des Uterus oder von Anhangsdrüsen des Geschlechtsapparates geliefert werden. Würmer, Insekten, Selachier, Fische, Amphibien, Phyllopoden, Cephalopoden, Reptilien und Vögel liefern hierzu Beispiele genug. Die Betrachtung all dieser Dinge würde zu weit führen und eine eingehendere Beschreibung der Organe, der Begattungsphysiologie und der Brutpflege im Gefolge haben. Es sei daher nur noch auf die Verhältnisse bei den Trematoden mit einigen Worten hingewiesen, da wir uns in der Folge noch mit diesen Objekten befassen werden. Hier wird das Ei, das arm an Reservestoffen und nackt ist, nach dem Austritt aus dem Ovar besamt und hierauf erst beschalt und mit Nähr-



Fig. 93. Glykogen in der Uteruswandung und in den Eiern der Ascaris. Nach v. Kemnitz.

werten versorgt. Beides leistet ein eigenes Organ, der paarige Dotterstock. Er führt einer jeden Eizelle eine bei den einzelnen Arten wechselnde Zahl von Zellen zu, deren Plasma dicht mit den Tropfen der Schalensubstanz erfüllt ist. Am Ei entledigen sie sich ihrer, die Tropfen fließen um dasselbe zu einer resistenten Hülle zusammen und schließen zugleich ihre Bildungszellen mit ein. Denn diese haben ihre Funktion noch nicht ganz erfüllt. Eine Probe auf Glykogen bei *Distomum hepaticum* zeigt, daß sie damit beladen sind und für den in der Schale sich entwickelnden Embryo noch einen reichen Nahrungsquell darstellen. Bei dem nahe verwandten *Distomum lan-*

ceolatum fehlt jedoch das Glykogen in den Schalenzellen. Sie spielen jedoch in anderer Weise noch eine ernährende Rolle.

Auch auf die Glykogenversorgung des *Ascaris*-Eies sei noch eingegangen, da das erwachsene Ei uns noch mehrfach beschäftigen wird (Fig. 93). Auch sie fügt sich nicht ganz in das Schema ein; die Eier sind hier durch einen gemeinsamen Strang, die Rhachis, die einer einzigen riesigen Zelle entspricht, miteinander bis kurz vor der ersten Reifeteilung verbunden. Man schreibt diesem eine ernährende Funktion zu, bei vielen Formen sicherlich mit Recht, denn in ihr kann sich z. B. bei gewissen Nematoden in gesteigertem Maße Fett anhäufen. Bei der *Ascaris* aber hat sie möglicherweise nur eine mechanische Bedeutung, denn bei der Speicherung von Glykogen, dem vornehmsten Reservestoff des Eies, spielt sie keine Rolle. Dieses tritt vielmehr zunächst, wenn die Ovocyte noch frei davon ist, im somatischen Ovarialepithel in Menge auf — einen Follikel entbehren die Eier —, spätere Stadien enthalten auf Kosten der Menge im Epithel hier und in den Eiern etwa gleichviel; gegen Ende der Wachstumperiode ist dieses ganz frei, die Ovocyte aber dicht angefüllt.

Wir können hier also ähnlich die Wege des Stofftransportes aufdecken, wie bei den Mitochondrien des Kanincheneies. Jedoch kann es sich bei der *Ascaris* nicht um einen direkten Durchtritt in das Ei handeln, da das Glykogen kolloidale Lösungen bildet, die durch tierische Membranen nicht zu diffundieren vermögen, so daß ein Abbau desselben und ein erneuter Aufbau im Ei vor sich gehen muß.

MATERIAL UND TECHNIK

Echinodermenovar. Molluskenovar. Insektenovarien. Sagittenovar. Cephalopodenovar. Ascidienovar. Amphioxus. Lacertaovar. Katzen- oder Mäuseovar. *Ascaris*-Eischlauch. Trematoden.

Die Beschaffung von Echinodermenovarien bereitet keine Schwierigkeit. Holothurien lassen sich kaum versenden, sie müssen am Meer studiert werden. Um die Mikropyle aufzufinden, entnehme man die Eier aus dem Ovar und füge unter dem Deckgläschen von der gewöhnlichen flüssigen Tusche zu. Diese läßt die Gallertschicht hell erscheinen und schwärzt zugleich den Mikropylkanal. Man kann auch mit gutem Erfolg dem Seewasser eine Methylenblau- oder Rosanilinlösung zufügen, die die Gallerte färbt. *Cyclas* und *Pisidium*-Arten, Süßwasser bewohnende Zwitter mit Brutpflege, finden sich im Schlamm kleiner Gewässer überall, ebenso *Anadonta* in Bächen,

Teichen und Seen. Die Geschlechtsdrüsen liegen im Fuß in der Umgebung der Darmwindungen. Fixation: Sublimat-eisessig.

Zum Studium der Insektenfollikel sind die für die generativen Nährzellen hergestellten Präparate zu benutzen, über Sagitten vgl. S. 120.

Die Follikelfaltungen zeigt jedes in Sublimat fixierte Oktopus-ovar, eventuell von den Stationen zu beziehen.

Unter den Ascidien sind viele Vertreter geeignet, die Testazellen zu veranschaulichen; überall wird man die gemeine Cione intestinalis erhalten (auch leicht zu verschicken). Hiervon kommen stets Tiere in allen Altersstadien nebeneinander vor. Das Ovar kann mitsamt dem ganzen Eingeweideknäuel fixiert werden; zu empfehlen ist Zenkersche Flüssigkeit = Müllersches Gemisch (Kaliumbichromat 2 g, Natriumsulfat 1 g, Wasser 100 ccm) mit Zusatz von 5% Sublimat und 5% Eisessig auf 40° erwärmt. Dauer der Einwirkung 24 Stunden, wässern in fließendem Brunnenwasser 24 Stunden. Jodalkohol.

Amphioxus-Weibchen sind in Sublimat fixiert von der Neapeler Station zu bekommen. Man fertigt Querschnitte durch die Geschlechtsregion des ganzen Tieres an.

Die Eidechsenovarien müssen vor der Begattung, die im Juni stattfindet, also im Frühjahr fixiert werden; die Tiere müssen wenigstens den ersten Winterschlaf hinter sich haben; Säugetierovarien können schon jungen, eben geborenen Tieren entnommen werden (Sublimat 5% mit Eisessig).

Bezüglich der Bestschen Glykogenfärbung, die bei den mit Carnoyscher Flüssigkeit fixierten Eiröhren der Askaris anzuwenden ist, s. S. 129. Den Vorgang der Schalenbildung der Trematoden kann man sehr gut an etwas gepreßten Totalpräparaten von Distomum lanceolatum in dem Anfangsteil des Uterus verfolgen, wenn man eine größere Anzahl Tiere durchmustert (Boraxkarmin). Um das Glykogen in den Dotterstockzellen von Distomum hepaticum nachzuweisen, muß man Schnitte anfertigen und mit Bestschem Karmin färben. Mit Distomum lanceolatum und hepaticum infizierte Leber erhält man in jedem Schlachthaus. Fixierung mit Pikrinessigsäure oder Sublimat, für Glykogenprobe natürlich wieder mit Carnoy.

Literatur

- Buchner, P. *Sind die Leuchtorgane Pilzorgane?* Zool. Anzeiger Bd. 45. 1914.
Eigenmann, C. H. *On the egg membranes and micropyle of some osseous fishes.*
Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. vol. 19. 1890.

- Floderus.** *Über die Bildung der Follikelhüllen bei den Ascidien.* Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. 61. 1896.
- Goldschmidt, R.** *Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden.* Zool. Anzeiger Bd. 34. 1909.
- Groß, J.** *Untersuchungen über das Ovarium der Hemipteren.* Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 69. 1901.
- — *Untersuchungen über die Histologie des Insektenovariums.* Zool. Jahrb. Anat. Bd. 18. 1903.
- Kemnitz, G. A. v.** *Die Morphologie des Stoffwechsels bei Ascaris lumbricoides. Ein Beitrag zur physiologisch-chemischen Morphologie der Zelle.* Archiv f. Zellforschung. Bd. 7. 1912.
- Korschelt, Eug.** *Über die Bildung der Eihüllen, Mikropylen usw. bei den Insekten.* Nova Acta Leop. Carol. Bd. 51. 1887.
- — *Über die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellelemente des Insektenovariums.* Z. wiss. Zool. Bd. 48. 1886.
- Leukart, R.** *Über die Mikropyle und den feineren Bau der Schalenhaut bei den Insekten.* Arch. f. Anat. u. Phys. 1855.
- Loisel, G.** *La défense de l'oeuf.* Journ. Anat. Phys. vol. 36. 1900.
- Ortner-Schönbach, P.** *Zur Morphologie des Glykogens bei Trematoden und Cestoden.* Arch. f. Zellforschung Bd. 11. 1913.
- Rabes, O.** *Zur Kenntnis der Eibildung bei Rhixotrogus solstitialis.* Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 67. 1900.
- Retzius, G.** *Zur Kenntnis der Hüllen und besonders des Follikelepithels an den Eiern der Wirbeltiere.* Biolog. Untersuch. N. F. Bd. XVII. 1912.
- Russo, Ach.** *Aumento dei granuli protoplasmatici nell'ocite delle Coniglie inietate con Lecitina, loro diminuzione nelle Coniglie digiunanti e loro natura lipoida e mitochondriale.* Arch. f. Zellforschung Bd. 8. 1912.
- Schaxel, J.** *Die Morphologie des Eiwachstums und der Follikelbildungen bei den Ascidien.* Arch. f. Zellforschung Bd. 4. 1910.
- Schmidt, A. H.** *Untersuchungen über das Ovarium der Selachier.* Tijd. Nederl. Dierk. Ver. (2). Deel 6. 1898.
- Sobotta, J.** *Über die Entstehung des Corpus luteum der Säugetiere.* Ergebn. Anat. u. Entw. Bd. 8. 1899.
- Stauffacher, H.** *Eibildung und Furchung bei Cyclos cornea.* Jen. Zeitschrift Bd. 28. 1894.
- Winiwarter, H. von.** *Recherches sur l'Ovogenèse et l'Organogenèse de l'ovaire des Mammifères (Homme et lapin).* Arch. Biolog. Vol. 17. 1900.

11. Kapitel

Die Reifeteilungen des Eies

Wir haben das tierische Ei nun bis zu dem Zeitpunkt verfolgt, an dem es als ausgewachsen anzusehen ist, bis zu seiner völligen plasmatischen Reife. Es ist aber bis dahin immer noch als Ovocyte erster Ordnung zu bezeichnen und nicht etwa dem Spermium gleichzusetzen, denn es fehlt ihm noch seine chromatische Reifung, die eben nicht wie im Hoden vor, sondern nach der definitiven Ausbildung der Geschlechtszelle abläuft. Wir haben schon gehört, daß diese Reifeteilungen sich auch darin von denen des Männchens unterscheiden, daß sie nicht zu vier gleich großen Elementen führen, sondern aus ihnen ein nun in jeder Hinsicht reifes Ei und drei abortive kleine Zellen, die Richtungskörper, hervorgehen.

Der Ort der Reifeteilungen und die zeitlichen Umstände wechseln überaus. Sie können im Verband des Ovars, im Eileiter oder im Freien, sei es im Wasser, in der Luft oder bei Parasiten im Körper eines gestochenen Tieres vor sich gehen oder aber im Tier mehr oder minder weit eingeleitet, aber erst nach der Ablage zu Ende geführt werden. Auch die feineren morphologischen Einzelheiten der Mitosen sind sehr mannigfache, viel mannigfachere als bei den Reifeteilungen der Spermatocyte.

Betrachten wir zunächst als einen weitverbreiteten und daher auch zum Schema gewordenen Typus der Reifung den des Seesterneies etwas genauer und sehen dann zu, wie er an anderen Objekten modifiziert wird. Das Seesternei gehört zu solchen, die mit noch völlig unversehrtem Keimbläschen in das Seewasser ausgestoßen werden und die erst der Reiz dieses sauerstoffreichen Mediums zur Auflösung des Kernes veranlaßt. Ein erstes Anzeichen hiervon ist sein Aufsteigen gegen die Oberfläche zu, und zwar stets nach der Stelle hin, mit der das Ei vordem an der Wandung des Ovars festsaß und die durch eine intensiver färbbare kleine Scheibe auch später noch gekennzeichnet bleibt. Hierauf wird bei Betrachtung des lebenden Eies die Kernmembran plötzlich undeutlicher, sie löst sich, anfangs vor allem an der der Eioberfläche zugewandten Seite. Hier erschien

dicht an der Membran ein sich rasch teilendes Zentriol in einer etwas dichteren Plasmaansammlung und löste dieselbe anfangs nur in seiner nächsten Nähe auf. Bald aber erwachen zwei lebhaft Polstrahlungen, verknüpft durch Zentralspindelfasern, und beschleunigen den Prozeß (Fig. 94). Die kernwärts ziehenden Fasern dringen tief in sein Retikulum ein und bauen sich aus demselben auf. Dabei kommt es zunächst vielfach vor, daß sie die noch vorhandene Membran gleichsam vor sich herdrängen und so tief in den Kern einschneidende Fältelung derselben verursachen (vgl. Fig. 57).

Wenn die Auflösung an den Rändern herum weiter fortgeschritten ist, werden auch die Tetraden — völlig kondensiert — in den Machtbereich der Strahlung gezogen und liegen zunächst unregelmäßig in der Zentralspindel zerstreut. Daß auch der Nukleolus in diesen gerät und dabei alle möglichen Auflösungserscheinungen zeigt, haben wir schon erwähnt, als wir die Unabhängigkeit der Tetraden von den Nukleolen während des Eiwachstums besprachen (Seite 107).

Das Kerngerüst erhält sich, ebenso wie die Reste des Nukleolus, noch einige Zeit als stärker färbbares Gerinnsel in der Nähe der Spindel. Diese liegt entsprechend ihrer Entstehungsweise anfangs noch tangential zur Eioberfläche, dreht sich jetzt aber langsam so, daß sie senkrecht zu ihr steht. Dabei stellen sich die Tetraden wohlgeordnet in eine Äquatorialplatte ein und verkürzt sich die ganze Figur etwas. Indem sie nach vollendeter Drehung sich noch etwas in zentrifugaler Richtung bewegt, kommt es zu einer kleinen Vorwölbung des Eies und aus Raummangel zu einer mehr oder weniger starken Rückbildung der distalen Polstrahlung. Bei der Anaphase rücken die Tochterchromosomen in die Vorwölbung hinein; die Stelle, an der Zellplatte und Zellgrenze ausgebildet zu werden pflegt, fällt dann ungefähr mit der alten Eioberfläche zusammen und so geschieht es, daß bei normaler Abgrenzung der Tochterzellen die eine zu einem kleinen runden oder ovalen Körperchen wird.

Das im Ei verbleibende Zentriol teilt sich noch einmal und es entsteht eine zweite Spindel, die sich ganz ähnlich verhält wie die erste. Sie liegt zunächst schräg zur Oberfläche, stellt sich auch senkrecht, wölbt das Ei vor, verkürzt sich und führt zur Abschnürung des zweiten Richtungkörpers, der entweder unmittelbar unter den ersten zu liegen kommt und ihn daher noch weiter vom Ei abdrängt oder neben ihm seinen Platz hat. Hier bei *Asterias* und auch sonst bilden die Richtungskörperchromosomen keine Ruhekerne mehr, unter Umständen werden jedoch auch wohlentwickelte Kerne



Fig. 94. Reifeteilungen des Seestern-Eies (*Asterias glacialis*). Original.

entfaltet. Auch die Teilung des 1. Richtungskörpers wird hier meist und auch sonst vielfach als eine Reminiszenz von lediglich historischer Bedeutung unterdrückt. Die im Ei verbleibenden Tochterchromosomen aber rekonstruieren nun einen Vorkern, viel kleiner als es

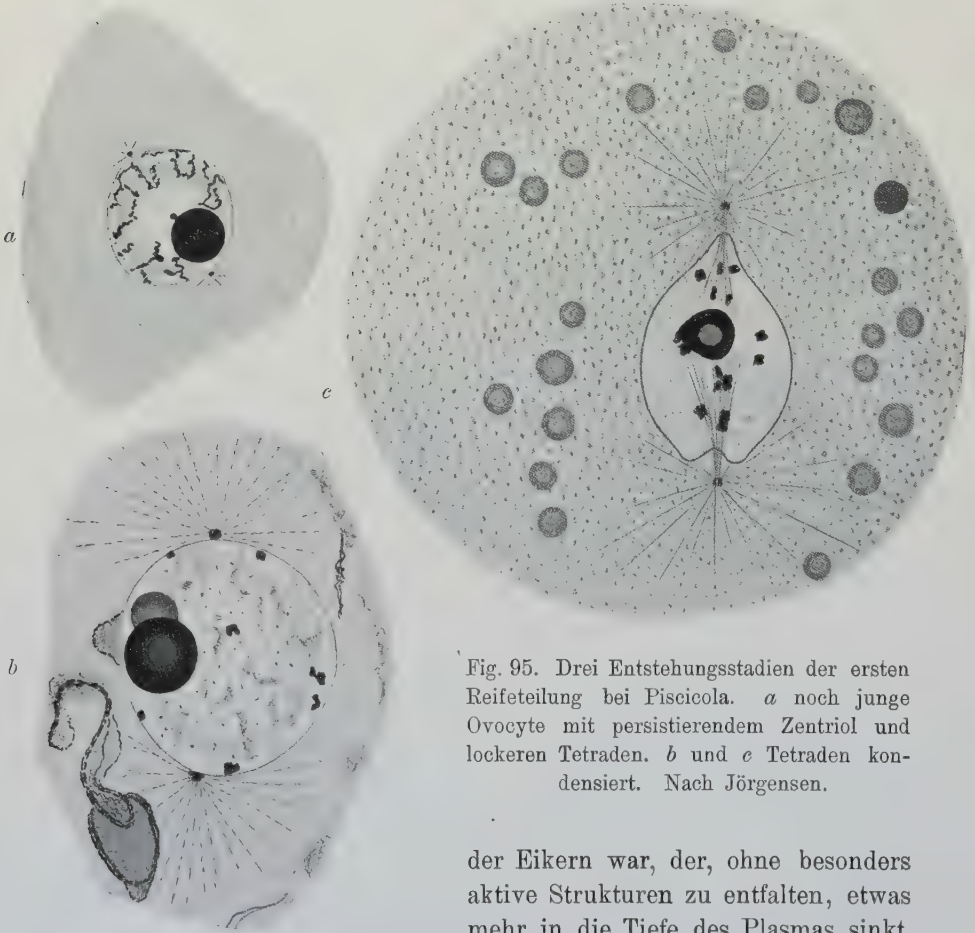


Fig. 95. Drei Entstehungsstadien der ersten Reifeteilung bei *Piscicola*. *a* noch junge Ovocyte mit persistierendem Zentriol und lockeren Tetraden. *b* und *c* Tetraden kondensiert. Nach Jörgensen.

der Eikern war, der, ohne besonders aktive Strukturen zu entfalten, etwas mehr in die Tiefe des Plasmas sinkt, ohne jedoch bis in die Mitte vorzudringen. Das im Ei verbleibende Zentriol und seine Strahlung schwindet nach der 2. Teilung völlig. Damit haben wir das Ei bis zur völligen Befruchtungsbereitschaft verfolgt. Der kleine Vorkern enthält nunmehr nur $\frac{n}{2}$ Chromosomen, beziehungsweise eine einzige Chromosomengarnitur.

In einer Anzahl von Punkten führt uns die Reifung des *Piscicola*-Eies interessante Varianten vor. Wir haben uns mit ihr schon früher

aus allgemeinen cytologischen Gründen beschäftigt (Seite 34 f.). Hier wird die erste Reifeteilung im Ovar des Tieres bis zur Äquatorialplatte ausgebildet und bleibt auf diesem Stadium unverändert stehen, bis das Ei im Frühjahr besamt und in den Kokon abgelegt ist. Die Teilungsorgane aber sind während der ganzen Wachstumsperiode im

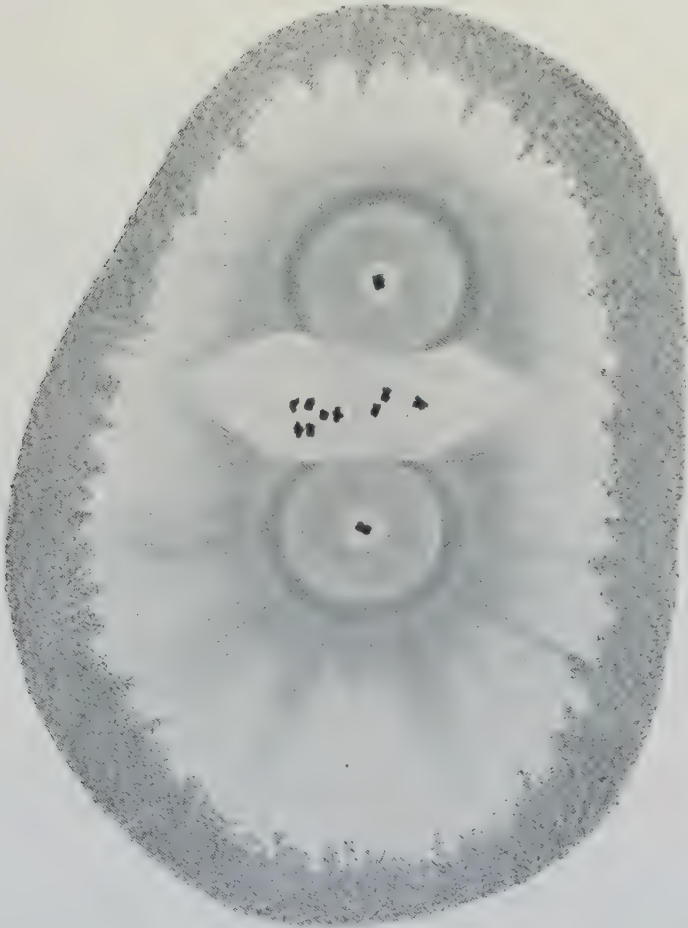


Fig. 96. Erste Reifeteilung des *Piscicola*-Eies. Nach Jörgensen.

Winter schon mit einer schwachen Strahlung an der Kernmembran zu finden, so daß es höchst wahrscheinlich ist, daß hier und in ähnlichen Fällen das Zentriol der Vermehrungsteilungen, das sich im Bukettstadium der jungen Ovocyte ja noch geltend machte (vgl. Seite 66), während des Wachstums im Plasma persistiert (Fig. 95). Die Pol-

strahlungen entfalten sich nun mit Auflösung des Kerns ganz gewaltig, es kommt zu Zentrosomen- und zu komplizierter Periplastbildung, wie wir schon früher gesehen haben (Fig. 96). Dabei entstehen sie, im Gegensatz zum Seesternei, völlig im Plasma, die Zentralspindel aber, die dort ebenfalls gemischt entstand, ist fast rein karyogener Natur (vgl. Kapitel 2). Weiterhin liegt die mächtige Spindel symmetrisch im Ei, wie wenn es sich um eine erste Furchungsteilung handelte, und

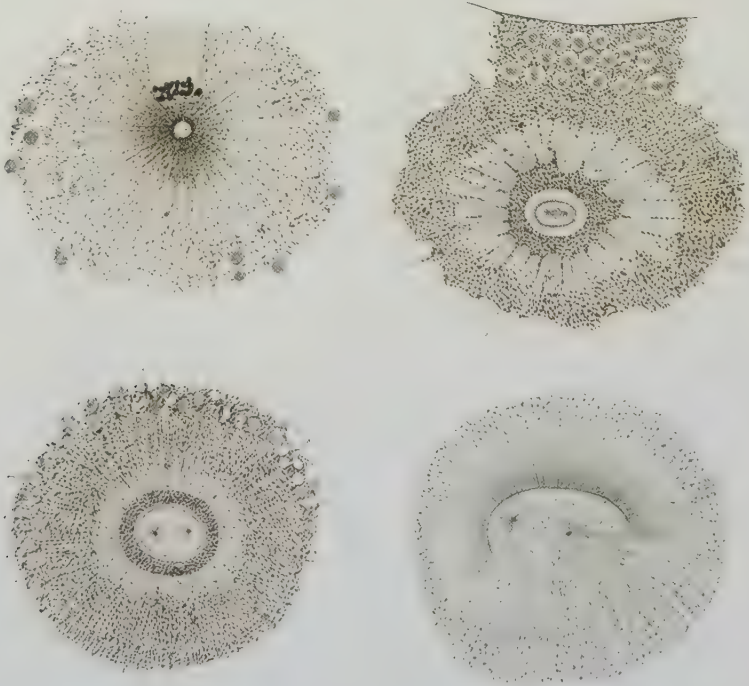


Fig. 97. Zentrosomenteilung und Periplastbildungen an den Reifespindeln des *Arion*-Eies. Nach Lams.

nichts deutet an, daß es in der Folge nur zur Abschnürung einer kleinen Plasmaknospe kommen würde.

Ein derartiges, als primitiverer Zustand zu deutendes Verhalten findet sich auch sonst bei Würmern vielfach, so bei *Nepheleis*, *Ophryotrocha*, bei allen Trematoden und Planarien, und in anderen Tierstämmen. Meist aber verkürzen sich später die Spindeln in hohem Grade, rücken nach der Peripherie und lassen die distale Strahlung verkümmern, verhalten sich also doch wie bei *Asterias* (vgl. Fig. 114). Manchmal aber tritt dies nicht ein, die Spindel durchsetzt vielmehr stets das ganze Ei. Dann müssen notgedrungen die Tochterchromo-

somen bis unter die Eioberfläche rücken und die Zellgrenze entsteht nicht in der Region der Zellplatte, sondern beträchtlich nach einer Seite verschoben (Polystomum). Die hierbei anzunehmende Heterodynamie der Spindel tritt unter Umständen auch morphologisch in die Erscheinung, indem das Richtungskörperzentrosom deutlich kleiner ist.

Bei *Piscicola* ist das Ende der ersten und die zweite Teilung noch nicht bekannt. Wir sind jedoch in der Lage, uns durch den Vergleich mit anderen Objekten ein Bild davon zu machen, wie sich der Periplastapparat zwischen den beiden verhält. Beim *Arionei* haben wir z. B. verfolgen können, wie sich das Zentriol im Zentrosom teilt, dasselbe zur Auflösung bringt und eine Aufteilung der komplizierten Sphären bewirkt (Fig. 97, vgl. Seite 33).

Wir haben bei unserer allgemeinen Betrachtung der Zellteilung und insbesondere der Behandlung der Teilungsorgane schon davon gesprochen, daß diese lange Zeit im Plasma persistieren können, unter Umständen dort aber verbraucht und aus dem Kern heraus ersetzt werden können. Neben den Tatsachen der Protisten waren es vor allem die Reifeteilungen des Eies, die wir hierfür anführen konnten. Deshalb müssen wir hier eingehender darauf zurückkommen. Bei der oft sehr langen Dauer des Eiwachstums und den tiefgreifenden Umwälzungen im Plasma während dieser Zeit darf es nicht wundernehmen, wenn nicht immer die Zentren sich darin erhalten wie etwa beim *Piscicola*-Ei, sondern zugrunde gehen und vor der Reifeteilung eine Neubildung stattfindet.

Schon bei *Asterias* machen es die ersten Stadien der Kernauflösung wahrscheinlich, daß hierbei das Zentriol aus dem Kern heraustritt. Es liegt nämlich zunächst in einer kleinen Lücke der Membran genau in ihrer Ebene. Glücklicherweise besitzen wir nun in den Polykladen Objekte, bei denen der entsprechende Vorgang ganz eindeutig verläuft. Schon frühzeitig werden die Zentren im Kern gebildet und ihre außergewöhnliche Form macht es leicht, sie als solche zu erkennen. In dem noch recht jungen Ovocytenkern liegt außer einem meist vakuolisierten Nukleolus ein sichelförmiges oder etwas gekrümmtes Gebilde von intensiver Färbbarkeit, das scheinbar ganz selbständig in das Retikulum eingelagert ist (Fig. 98). In der Folge legt es sich gerne vorübergehend an den Nukleolus an, löst sich aber wieder von ihm und teilt sich auf späteren Stadien quer durch, so daß zwei leicht S-förmig geschwungene Fäden entstehen. Diese treten, während die Tetraden sich verdichten, an entgegengesetzten Polen durch die Membran in das Plasma, eigentümlichen

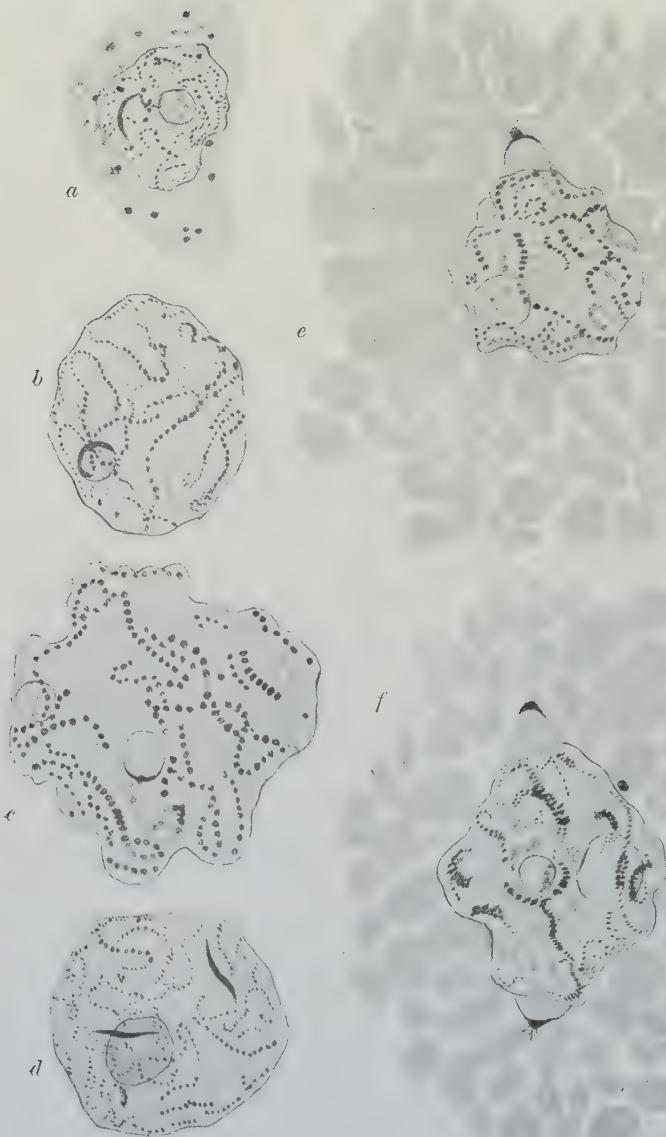


Fig. 98. Entstehung der Zentrosomen im Ovocytenkern bei Thysanozoon.
a ganze junge Ovocyte. b, c, d Kerne heranwachsender Ovocyten.
Nach Schockaert.

nukleolenartigen Körpern kappenförmig aufsitzend, über. Gleichzeitig erregen sie im Plasma eine spärliche Strahlung. Die Substanz der

künftigen Teilungsorgane zieht sich kugelig zusammen und wächst heran, bis sie sich als mächtige Zentrosomen in der auch schwach S-förmig gekrümmten, inmitten des Eies liegenden Spindel finden. Über das erste Auftreten im Kern sind wir leider nicht genau orien-

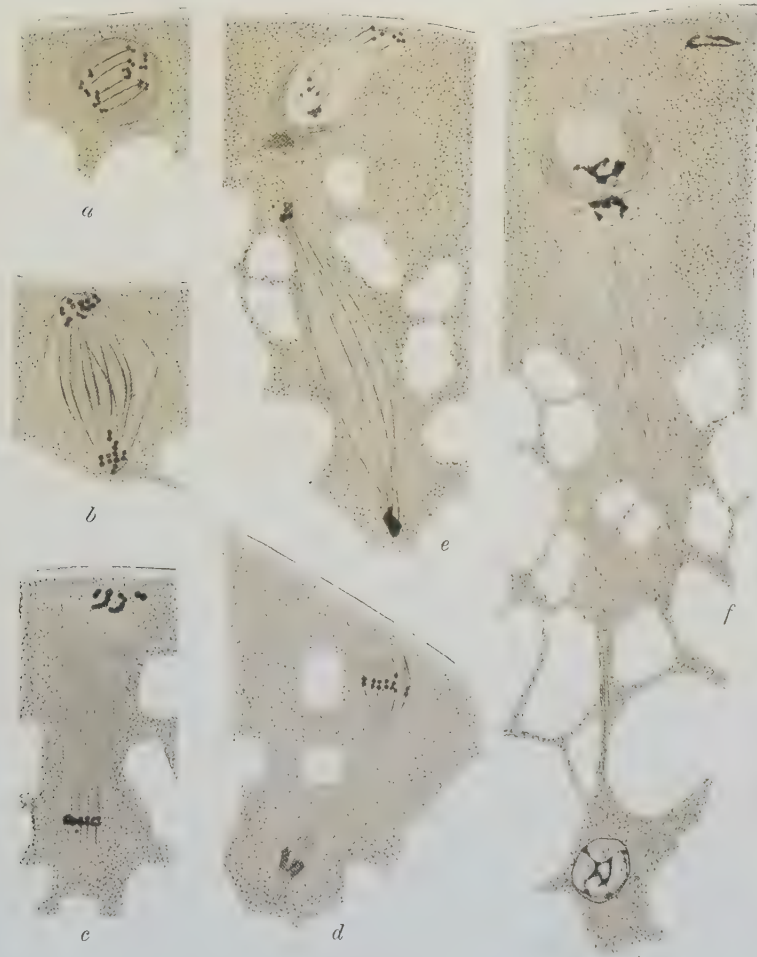


Fig. 99. Reifeteilungen im Bienenai. Nach Nachtsheim.

tiert; einiges spricht dafür, daß eine chromatische Kappe des Nukleolus in den sichelförmigen Körper übergeht.

Auch für das Gordiusei wurde jüngst der Ursprung des Zentriols aus dem Kern beschrieben, und wir werden wohl nicht fehl gehen, wenn wir annehmen, daß der schwer zu beobachtende Vorgang noch weiter verbreitet ist.

Zu den beiden nun behandelten Reifeteilungstypen, dem mit persistierenden extranukleären Zentriolen und dem mit neu entstandenen karyogenen Organellen, gesellt sich aber noch ein dritter, bei dem die Zentriole im Plasma ebenfalls geschwunden sind, der Kern aber keine neuen mehr hervorzubringen vermag. Die Mitose bleibt dann auf dem niederen Zustand stehen, den wir auch schon früher kennen lernten und der durch karyogene Konvergenzzentren ohne Organellbildung und daher auch ohne Polstrahlung gekennzeichnet ist.

Wir möchten in diesen Tatsachen gewissermaßen den Schatten sehen, den die nach den Reifeteilungen ja stets einsetzende Unfähigkeit der Zelle, Zentren irgendwelcher Art zu erzeugen, vorauswirft.

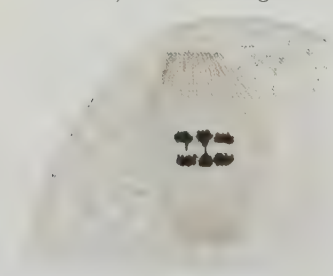


Fig. 100. Erste Reifeteilungsspindel von *Ascaris*. Original.

Solche Spindeln sind außerordentlich verbreitet, zunächst bei den Insekten. Hier kommen nur recht selten Polstrahlungen vor. Je nach der Größe des Eikerns, die wiederum, wie wir gesehen, von der Vollkommenheit der Nöhreinrichtungen in hohem Maße abhängt, wird der ganze Kerninhalt oder nur ein Ausschnitt aus ihm in die Spindel umgewandelt. In letzterem Falle kann die Membran, wie wir es bei der Biene z. B. sehen, sogar lange

Zeit erhalten bleiben (Fig. 99). Es ist nicht ohne Interesse, diese erste Reifeteilung mit der von *Piscicola* zu vergleichen (Fig. 96). Auch die zweite Reifeteilung verläuft natürlich auf sehr primitive Weise.

Die Eireifung der Biene macht uns weiterhin mit der Tatsache bekannt, daß die Mitosen hierbei keineswegs von Zellteilungen gefolgt sein müssen. Das Richtungschromatin bleibt vielmehr im Plasma des Eies liegen und degeneriert langsam in ihm. Das ist bei Insekten, insbesondere bei Hymenopteren auch sonst sehr oft der Fall und stellt einen weiteren Rudimentierungsschritt dar auf der Linie, auf der auch die Unterdrückung der Teilung des ersten Richtungskörpers und das Fehlen einer Kernrekonstruktion lag.

Einen gleich niederen Ausbildungsgrad besitzen die Spindeln bei der *Ascaris*. Wir haben ihre Genese aus dem vielpolig gewordenen Eikern ohne jede Beteiligung des Plasmas zu jenen Garbenbündeln und Tonnenfiguren schon beschrieben (Seite 31) (Fig. 100). Auch die meisten Wirbeltiere besitzen solche Spindeln; wenn gelegent-

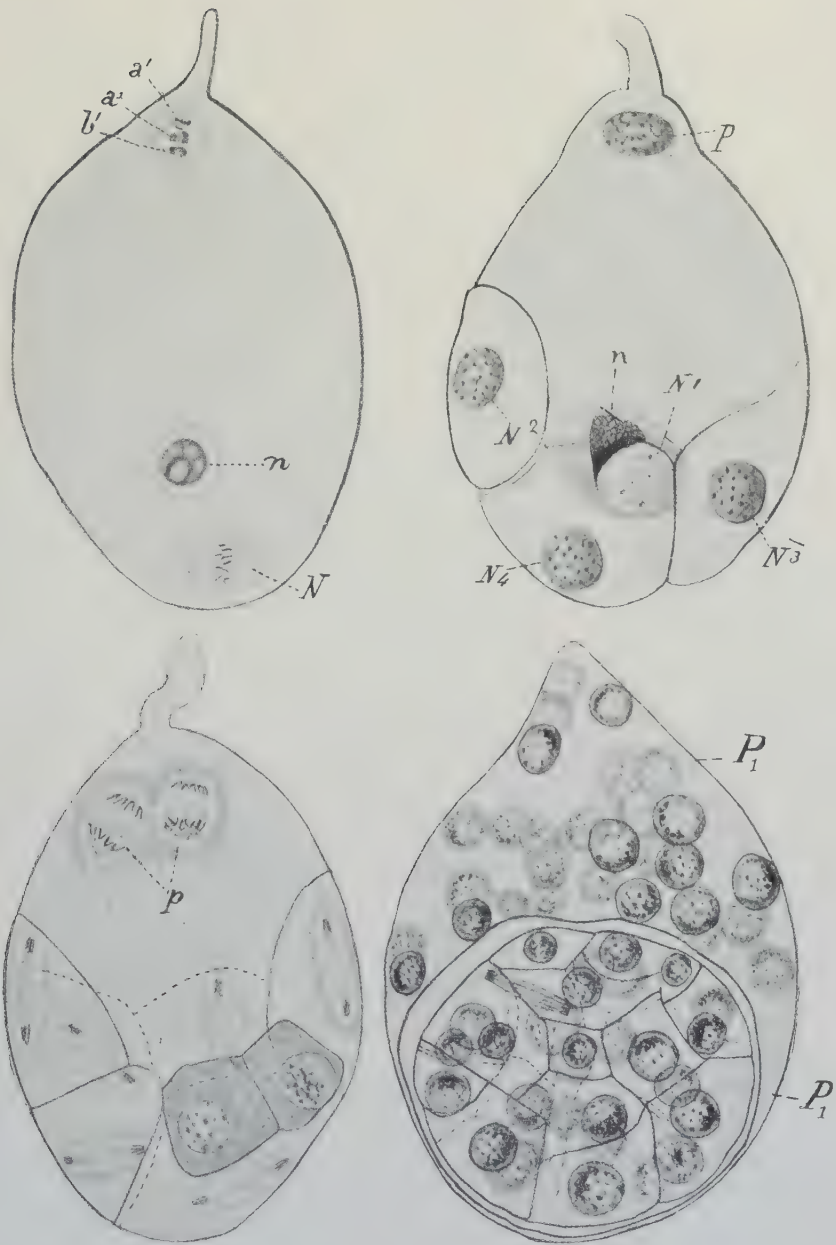


Fig. 101. Reifeteilungen, Befruchtung, Trophamionbildung und Keimbahn bei Litomastix. a' , a' Teilprodukte des 1. Richtungskörpers. b' 2. Richtungskörper. N 1. Furchungsspindel. N^1 , N^2 , N^3 , N^4 Furchungskerne. n Keimbahnkörper. P Kern, entstanden durch Vereinigung von a' , a' , b' . P_1 Richtungskörperplasma. Nach Silvestri.

lich an ihnen eine sekundäre Polstrahlung erwacht, so stimmt das sehr wohl zu unseren Anschauungen und deckt sich mit ähnlichen Vorkommnissen am Eikern der Echinodermen (vgl. Fig. 123).

Die Stelle, an der die Reifeteilung abläuft, ist fast stets fest bestimmt. Zumeist liegt sie am animalen Pole des Eies oder in dessen Nähe, so daß an der Stelle, wo bei einem Ei mit totaler Furchung die erste Zellgrenze entsteht, die abortiven Zellen zu finden sind; daher der Name Polkörper oder Richtungskörper. In der Folge werden sie entweder abgestreift oder in den Embryo wieder mit einbezogen, so daß sie nach längerer Zeit, sei es im Blastocöl oder im geschlossenen Zellverband, etwa dem Blastoderm eines Insekts, liegen (vgl. Fig. 118), bis sie endlich funktionslos zugrunde gehen.

Ihre Größe ist schon normalerweise von Art zu Art eine ziemlich verschiedene, so daß wir abgeleitete Formen mit kleinen und primitivere mit größeren Richtungskörpern unterscheiden können. Gelegentlich kommen aber auch abnormerweise Rückschläge vor, indem die Eizelle — spermatocytenartig — sich in zwei gleichgroße Zellen zerschnürt, so bei *Ascaris*, oder der erste oder zweite Richtungskörper wenigstens außerordentlich groß ist. Bei *Arion* scheinen solche Zufälle besonders häufig zu sein; hier kann es vorkommen, daß die Teilung des ersten Riesenrichtungskörpers ganz den Charakter einer erneuten Richtungskörperbildung erhält, ja, daß derselbe wie das Ei befruchtet wird. Solche Labilität, der wir überall im Zellgeschehen begegnen, wo Rückbildung vorliegt, belegt besonders deutlich die ursprüngliche morphologische Gleichwertigkeit der vier Produkte der Ovocyte 1. Ordnung.

Nur eine Erscheinung kennen wir, wo die Abtrennung eines enorm großen Richtungskörpers keine gelegentliche Reminiszenz darstellt, sondern wo die Tendenz zu solchen Bildungen den Ausgangspunkt zu einer völlig neuen Weiterentwicklung gebildet zu haben scheint, die nicht sehr zutreffend bezeichnete „Trophamnionbildung“ der Chalcididen (Fig. 101). Hier nimmt etwa die Hälfte des Eies nicht teil am Aufbau des Embryos; vielmehr gelangen in diese die drei Richtungskerne, nicht um zu degenerieren, sondern um untereinander zu verschmelzen und dann sich zu teilen. Von ihnen leiten sich bald außerordentlich zahlreiche Kerne ab, die diesen Plasmabezirk, ohne Zellgrenzen zu bilden, dicht erfüllen. Anfangs sitzt das Richtungsplasma dem Verband der Embryonalzellen kappenartig auf, frühzeitig aber umgreift es diese mit einer dünnen Plasmaschicht, in die später auch Kerne nachwandern, völlig. Der einzig dastehende

Vorgang steht offenbar im Zusammenhang mit der nun einsetzenden Zerklüftung des Embryos in zahlreiche Keimkugeln, aus denen in der Folge je ein Insekt wird (Polyembryonie). Hierbei drängt sich nämlich das kernreiche Richtungsplasma zwischen die einzelnen Embryonen und vereint sie noch lange zu einem der einzigen ursprünglichen Eizelle entsprechenden unregelmäßig auswachsenden Körper. Wir werden nicht fehlgehen, hier eine besondere Einrichtung trophischer Art, ähnlich den Follikelbildungen, in den Derivaten des Richtungskörpers zu sehen.

Haben wir uns bis jetzt nur mit der Morphologie der Spindeln und dem Ablauf der Teilungen beschäftigt, so erübrigt noch, über das Verhalten der Tetraden hierbei beziehungsweise die Reduktion der chromatischen Substanz, die ja Ursache ist, daß die Rückbildung der Reifeteilungen nicht zu völligem Schwund führte, zu berichten. Im Prinzip gleicht dies ganz dem in den entsprechenden Stadien der Samenreifung. Die gleichen Probleme erstehen auch hier, in welcher Weise in der Tetrade die Chromosomengrenze zu legen und wie in beiden Teilungen mit dieser verfahren wird. Das Studium dieser Fragen stößt aber mit wenigen Ausnahmen auf noch größere Schwierigkeiten als im männlichen Geschlecht. In vielen Fällen ist die Tetradenform die gewohnte; Kreuz-, Ring- und Hantelfiguren treten auf, so beim Seestern und bei Thysanozoon, vielfach aber handelt es sich um Tetraden im eigentlichen Sinne, d. h. um viergeteilte Doppelchromosomen. Solche sind besonders deutlich bei den im folgenden besprochenen Objekten, der viel diskutierten Eireifung von *Ascaris megalocephala* und der der Copepoden.

Seit den Untersuchungen van Benedens und Boveris, denen die *Ascaris* ob ihrer geringen Chromosomenzahl ($4 = \text{bivalens}$; 2 bei der Rasse *univalens*) besonders günstig schien, gilt ihre Eireifung als Schema der Chromosomenreduktion im Ei, sicher mit Unrecht, denn gerade dieser Fall ist besonders kompliziert und noch keineswegs geklärt. Seit kurzem erst wissen wir, daß auch hier die gewohnten Stadien der leptotänen und diplotänen Kerne vorausgehen. Auf diese aber folgen ein unklarer Zustand, in dem das chromatische Material zusammengeballt ist, und merkwürdige, schwer zu deutende Bilder der erneuten Tetradenentfaltung. Diese besitzt einen sehr symmetrischen Bau, vier kleine Kugeln liegen dicht beisammen in einer Ebene. Setzen wir ihre Komponenten denen einer Kreuz- oder Ringfigur gleich, so entsprechen also je zwei Kugeln einem Chromosom. Wie diese Tetraden sich in die Spindel der 1. Reifeteilung einstellen,

zeigt unsere Figur 102. Von jeder gelangen zwei in den ersten Richtungskörper. Hierauf richten sich die übriggebliebenen beiden Paare gegeneinander auf, bis sie parallel stehen und die zweite Teilung die Komponenten wieder trennt, so daß also der zweite Richtungskörper nur zwei Kugeln bekommt, während zwei im Ei verbleiben und die beiden mütterlichen Chromosomen darstellen, die nun einen Vorkern rekonstruieren. Sein weiteres Schicksal werden wir im nächsten Kapitel kennen lernen. Den Bau der Ascaristetrade und damit den Mechanismus beider Mitosen kennen wir aber keineswegs; ihr Verständnis wird noch weiter dadurch besonders erschwert, daß diese 4, bzw. bei univalens 2 Chromosomen sich in der Folge als Sammel-

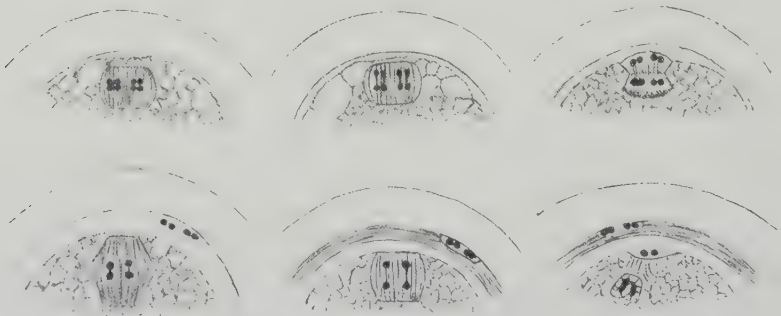


Fig. 102. Reifeteilungen des Ascaris-Eies. Nach Boveri.

chromosomen erweisen, d. h. in eine große Anzahl kleiner Chromosomen zerfallen, die in Form und Zahl durch die somatischen Mitosen konstant bleiben (vgl. das Kapitel über Diminution).

Zum Verständnis der in den Präparaten sich bietenden Bilder muß noch mitgeteilt werden, daß das junge Ei bis etwa zur Telophase der ersten Reifeteilung den ganzen Raum innerhalb der dicken, äußerst widerstandsfähigen Eischale ausfüllt, daß dann aber sein Volumen durch Flüssigkeitsverlust verringert wird. Infolgedessen zieht sich das Ei von der Hülle zurück, an deren Innenseite der erste Richtungskörper angeklebt bleibt, so daß der zweite, durch einen Zwischenraum von ihm getrennt, an der entsprechenden Stelle dem Ei selbst aufsitzt.

Gewisse Ähnlichkeiten bieten die Reifeteilungen der Copepodeneier, indem auch hier — oft hochgradig entfaltete — tonnenförmige Spindeln mit deutlich viergeteilten Tetraden auftreten. Mehr um den Habitus dieser charakteristischen Bilder vorzuführen, bilden wir diese Teilungen in Fig. 103 ab. Gedeutet wurden die Vorgänge schon in der verschiedensten Weise. Zunächst beschrieb man, daß ein längs-

gespaltenes Spirem sich durch quere Einschnitte in $\frac{n}{2}$ Elemente zergliedert und diese Tetraden, die nun aus Stäbchen, nicht aus Kugeln zusammengesetzt sind, in der Folge noch einen weiteren Querspalt erhielten, der demnach der Chromosomengrenze entspräche. Die erste Teilung würde dann eine Äquationsteilung sein und die zweite, da sich vorher die Chromosomenpaare aufrichten (ähnlich wie bei

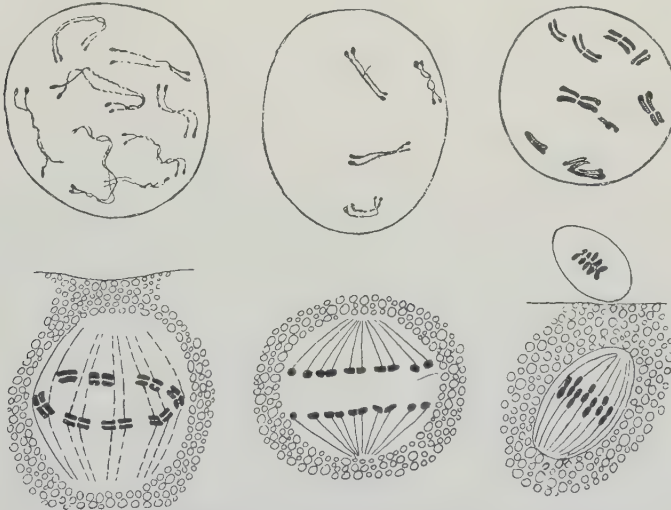


Fig. 103. Tetraden und Reifeteilungen des Cyclops-Eies.
Nach Rückert.

Ascaris), eine den zweiten Querspalt benutzende Reduktionsteilung. Andere Autoren haben gleiche und ähnliche Bilder gedeutet als zwei Längsteilungen, also ein völliges Fehlen einer Reduktion zu dieser Zeit angenommen, oder haben eine Längskonjugation befürwortet und, wie gewöhnlich, die erste Teilung als Reduktions-, die zweite als Äquationsteilung angesprochen. Wir stehen vor der gleichen Unsicherheit in der Beurteilung der speziellen Fälle wie in dem entsprechenden Kapitel über die Samenreifung und es ist schwer einen Weg zu sehen, mit unseren augenblicklichen Arbeitsmethoden eine befriedigende Lösung zu finden. Vielleicht hilft hier eines Tages das Experiment weiter.

MATERIAL UND TECHNIK

Seestern, *Piscicola*, *Nepheleis*, *Thysanozoon*, Insekten, *Ascaris*, Copepoden.

Unter den Seesternen ist *Asterias glacialis* aus dem Mittelmeer oder *Asterias rubens* aus der Nordsee am geeignetsten. Ersterer ist

im Winter geschlechtsreif (Dezember bis Februar-März). Man entnimmt dem geschlechtsreifen Weibchen, das sich auch hier, wie bei den Seeigeln, äußerlich nicht vom Männchen unterscheidet, die leuchtend orangefarbenen Ovarien (die Hoden sind gelblichweiß), indem man einen Arm ablöst und mit der Pinzette die beiden Drüsen herauszieht. Zerschneidet man sie in einige Stücke, so fallen große Mengen der Eier in das Seewasser. Bei *Asterias glacialis* haben wir die Erfahrung gemacht, daß er den Versand in das Binnenland ebensogut verträgt wie die Seeigel. Die so gewonnenen Eier sind unreif, in gutem sauerstoffreichem Seewasser treten nach etwa 15 Minuten die ersten Anzeichen von dem Beginn der Reifeteilung ein. Man fixiert alle halbe Stunde einen Teil der Eier in Pikrinessigsäure, färbt das Gemenge in Boraxkarmin vor und fertigt nach der Seite 41 beschriebenen Methode Schnitte an, die mit Eisenhämatoxylin zu färben sind. Man versäume aber nicht, den Vorgang auch im Leben zu studieren. Nach einer Stunde ist die 1. Reifungsspindel fertig, nach etwa einer weiteren Stunde der erste Richtungskörper abgestoßen, 3—4 Stunden nach Ablage des Eies ist der ganze Vorgang beendet.

Bezüglich *Piscicola* siehe Seite 42. Wie beim Studium der Nähreinrichtungen kann auch für die Reifungsspindeln *Nephelis* als Ersatz dienen; auch hier sind Reifeteilungen im Frühjahr in jedem Tier vorhanden.

Thysanozoon Brocchi ist in der Station zu Neapel leicht zu haben und wird fixiert von dort verschickt.

Die beste Zeit zum Fixieren ist Frühjahr und Sommer. Bildungsstadien der Zentrosomen und Reifeteilungen wird man dann stets im Uterus finden. Andere Polykladen (*Prostheceraeus*, *Leptoplana* usw.) zeigen ganz ähnliche Verhältnisse und sind auch zu gebrauchen. Beim Fixieren in Flemmingscher Lösung (mehrere Tage, so daß man darin sehr wohl verschicken kann) schneidet man die Tiere in einige Stücke und bettet diese dann im ganzen ein. Die Reifung geht auch hier im mütterlichen Organismus nur bis zur Äquatorialplatte der ersten Teilung. Am Meer kann man auch spätere Stadien gewinnen, wenn man die Tiere zerzupft, so daß die Eier herausfallen oder sie durch sanften Druck herauspreßt.

Die Reifung des Bieneneies und die der Chalcididen zu studieren, bietet dem Anfänger zu große Schwierigkeiten in der Materialgewinnung. Ein Objekt, das leicht zu erhalten und zu behandeln ist, sind die auf der Unterseite der Ahornblätter lebenden größeren Formen der Aleurodiden (Cocciden). Sammelt man im Sommer die Blätter mit

deren Pupparien und läßt sie im Zimmer ausschlüpfen, so wird man fast alle Eier, die in Menge das Abdomen füllen, das im ganzen zu fixieren und zu schneiden ist, auf dem Stadium der Äquatorialplatte der ersten Teilung finden. Die Tiere besitzen klare Chromosomenverhältnisse und der Polstrahlung entbehrende karyogene Spindeln.

Die Reifeteilungen im eben abgelegten Schmetterlingsei, die noch in Frage kämen, zu untersuchen, bedarf es, wie bei den meisten Insekteneiern, besonderer Maßregeln. Vor allem muß das Chorion jedes Eies beim Fixieren entfernt werden.

Die Gewinnung und Fixierung von *Ascaris*-Eiröhren haben wir Seite 39 besprochen. Die einzelnen Stadien der Reifung sind stets vorhanden. Man muß sie in den Regionen suchen, wo der Eischlauch plötzlich sich verdickt hat. Am besten bettet man nebeneinander Stückchen aus mehreren Abschnitten ein und hebt die dazwischen liegenden auf. Da der zeitlichen Folge die räumliche streng entspricht, so wird man so sicher jedes Stadium auffinden (Färbung Eisenhämatoxylin).

Die Cyclops-Eireifung wird man am besten an den größeren Formen, also vor allem *C. viridis*, untersuchen, nach dem man in geeigneten Tümpeln mit einem Gazenetz selten vergebens suchen wird. Jedenfalls sind frisch gefangene Tiere solchen aus der Gefangenschaft vorzuziehen. Hat man viele Tiere zur Verfügung, so sucht man einfach die Weibchen heraus, die sehr dunkle Eiersäckchen tragen. In ihnen sind meist frühe Entwicklungsstadien und Richtungskörperbildung vertreten. Sonst kann man auch mehrere Weibchen und Männchen im Uhrsälchen isolieren und kontrollieren, wann neue Eisäcke gebildet werden. Auf die Weise wird man unschwer das eine oder andere Stadium zu Gesicht bekommen. Man fertigt Schnitte an und färbt mit Delafeldschem Hämatoxylin oder Eisenhämatoxylin.

Literatur

- Athias, M.** *Sôbre as divisões de maturação do ovulo dos Mammíferos.* Trab. Lab. Hist. Inst. Camara Pestana. Lisboa 1910.
- Blanckertz, R.** *Die Ausbildung der Tetrade im Ei von Ascaris megaloccephala univalens.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 6. 1910.
- Boveri, Th.** *Zellenstudien 1. Die Bildung der Richtungskörper bei Ascaris megaloccephala und Ascaris lumbricoides.* Jena 1887.
- Coe, W. R.** *The maturation and fertilization of the egg of Cerebratulus.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Ontog. Bd. 12. 1899.
- Goldschmidt, R.** *Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum.* Z. f. wiss. Zool. Bd. 71. 1902.

- Griffin, B. B. *Studies on the maturation, fertilization and cleavage of Thalassema and Zirphaena.* Journ. Morph. vol. 15. 1899.
- Häcker, V. *Die Eibildung bei Cyclops und Canthocampus.* Zool. Jahrbücher. Abt. Anat. Bd. 5. 1892.
- Henking, H. *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. III. Spezielles und Allgemeines.* Z. f. wiss. Zool. Bd. 54. 1892.
- Jörgensen, M. *Untersuchungen über die Eibildung bei Nephelis vulgaris Moquin Tandon.* Arch. f. Zellforschung. Bd. 2. 1909.
- — *Zellenstudien II. Die Ei- und Nährzellen von Piscicola.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 10. 1913.
- Korschelt, E. *Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis.* Z. f. wiss. Zool. Bd. 60. 1895.
- Lams, H. *Recherches sur l'oeuf d'Arion empiricorum.* Mém. in 4° publ. par la Classe d. Science Acad. Royal Belg. I. 2. 1910.
- — *Les globules polaires de l'oeuf d'Arion empiricorum.* Arch. zool. expér. et gén. T. 1. N. et R. 1909.
- Lebrun, H. *La vésicule germinative et les globules polaires chez les Anoures.* Le Cellule t. 19. 1901. ... *chez les Batraciens.* ibidem t. 20. 1901.
- Lillie, F. R. *The organisation of the egg of Unio, based on a study of its maturation, fertilization and cleavage.* Journ. Morph. vol. 17. 1901.
- Matscheck, H. *Über Eireifung und Eiablage bei Copepoden.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 5. 1910.
- Mead, A. D. *The origin and behaviour of the centrosome in the Annelid-egg.* Journ. Morph. vol. 14. 1898.
- Nachtsheim, H. *Cytologische Studien über Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 11. 1913.
- Retzius, G. *Der Reifungsprozeß der Eier bei den Asteriden.* Biolog. Untersuchungen. Bd. 16. 1911.
- Rückert, J. *Zur Eireifung bei Copepoden.* Anat. Hefte. Bd. 4. 1894.
- Saedeleer, A. de. *Contribution à l'étude de l'Ovogénèse dans l'Ascaris megalocephala bivalens.* La Cellule A. 28. 1912.
- Schokaert, R. *L'ovogénèse chez le Thysanoxoon Brochi I.* La Cellule. I. 20. 1902.
- Silvestri, F. *Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti. I. Biologia del Litomastix truncatellus Dalm.* Ann. R. Scuola sup. Agric. Portici. vol. 6. 1906.
- Sobotta, J. und Burckhardt, G. *Reifung und Befruchtung des Eies der weißen Ratte.* Anat. Hefte. Bd. 42. 1910.
- Stricht, O. van der. *La Formation des deux globules polaires et l'apparition des spermocentres dans l'oeuf de Thysanoxoon.* Arch. Biol. T. 15. 1898.
- Veydovsky. *Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung.* Prag 1907.
- Weehler, W. M. *The maturation, fecundation etc. of Myxostoma glabrum.* Journ. Morph. vol. 10. 1895.
- Wilson, E. B. und Mathews, A. P. *Maturation, Fertilization and Polarity in the Echinoderm Egg.* Journ. Morph. vol. 10. 1895.
-

12. Kapitel

Besamung und Befruchtung

Die Besamung des tierischen Eies, d. h. das Eindringen des Spermiums in die Eizelle, und die Befruchtung im engen Sinne, d. h. das gemeinsame Eingehen väterlicher und mütterlicher Chromosomen in die erste Furchungsteilung, folgen oft keineswegs unmittelbar aufeinander, sondern zwischen beiden kann ein wechselnd großes Stück aus der Periode der Eireifung, ja sogar des Eiwachstums eingeschoben werden. Von den Faktoren, die die Besamung erleichtern, haben wir bereits eine Anzahl bei der Betrachtung der Entwicklung der beiderseitigen Geschlechtszellen kennen gelernt; zunächst geht ganz allgemein einer steigenden Schwierigkeit der Besamung ein enormes zahlenmäßiges Übergewicht der Spermien parallel. Wo sie aber durch anatomische und biologische Verhältnisse sehr erleichtert ist, treffen wir eine Einstellung dieser Massenproduktion an (Cladoceren).

Wir haben die komplizierten Fortbewegungsorgane der Spermatozoen kennen gelernt und ihre unter Umständen außerordentliche Vitalität, ferner besondere Eröffnungsorgane, die Spitzenstücke, fast überall vorgefunden. Wo das Ei sich durch dichte Hüllen schützt, da läßt es eine oder viele Einfallsporten für das Spermium, die Mikropysten, oder sorgt für eine Besamung vor der Hüllbildung. Hinweisen müssen wir auch auf die weitverbreiteten chemotaktischen Beziehungen zwischen beiderlei reifen Geschlechtsprodukten und auf tigmotaktische Reaktionen der Spermien, die diese beim einmal getroffenen Ei zu bleiben zwingen und bei solchen, die Gallerthüllen tragen, die natürlich nach der Ablage außen rascher verquollen sind als innen, stets nach dem dichteren Medium, also eiwärts orientieren. Die in vielen Tiergruppen, so bei Insekten, Krebsen, Würmern, Mollusken vorkommenden Samenbehälter, Spermatophore von manchmal äußerst kompliziertem Bau, garantieren natürlich auch in hohem Grade das Glücken der Besamung. Endlich müßte, wenn eine breite Darstellung dieses Gebiets, das eine Fülle von Zweckmäßigkeiten birgt, wie wenige, beabsichtigt wäre, sich eine Darlegung der mannigfachen anatomischen Bedingungen der inneren Begattung und der Paarungsinstinkte an-

schließen, um so in vollem Umfang den Wert zum Ausdruck zu bringen, den die Natur darauf legt, die Besamung des Eies zu garantieren.

Die Untersuchung des Augenblicks der Besamung ist natürlich nur da leicht durchzuführen, wo eine Begattung fehlt. Dies wird uns daher nur beim Seeigel- und Seesternei gelingen, die anderen Eier, die wir studieren wollen, werden im Organismus besamt, so daß wir auf eine Rekonstruktion der morphologischen Bildserie angewiesen sind. Wir wollen die Objekte nach dem Zeitpunkt geordnet, in dem die Spermien in das Ei eindringen, behandeln, und werden bei jedem Typus eine Anzahl voneinander abweichender Details kennen lernen, die uns ermöglichen, am Schluß eine Reihe allgemeiner Fragen zu behandeln. Bei *Saccocirrus* wird das Ei zu Beginn seiner beträchtlichen Wachstumsperiode besamt, bei *Distomum* vor den letzten Vorbereitungen des Kernes zur ersten Reifeteilung, bei *Ascaris* während der Umbildung des Eikerns zu dieser, bei *Asterias* während der beiden Teilungen oder nach ihrem Ablauf, beim Seeigel stets nach völliger Beendigung der zweiten Reifeteilung. Dazwischen würden sich Objekte einschieben, bei denen das Ei stets genau auf dem Stadium der Äquatorialplatte der ersten Reifeteilung stehen bleibt und auf das Spermium wartet. Es darf jedoch nicht vergessen werden, daß eine solche Reihenfolge mit den am meisten abgeleiteten Zuständen beginnt.

Daß eine Ovocyte sogleich nach dem Bukettstadium besamt wird, ist bisher mit Sicherheit nur in zwei Fällen bekannt geworden, bei einigen naheverwandten rhabdozölen Turbellarien und bei dem Archannelliden *Saccocirrus*. Bei letzterem enthält das Ovarium der getrenntgeschlechtlichen Tiere stets alle Stadien der Besamung und meist auch der Befruchtung. Aus dem in jedem Segment jederseits vorhandenen Rezeptakulum seminis, das von dem Ovidukt abzweigt, gelangen die Spermien in die Keimzone des Ovars, die Ovogonien und Ovocyten des Bukettstadiums enthält. Unmittelbar nach dessen Auflösung findet sich ein überall gleichmäßig schlanker Stab, der Spermakopf, im Plasma der Zelle, der diese an Länge manchmal sogar etwas übertrifft (Fig. 104). Von einem Schwanz ist meist nichts zu erkennen. Im Verhältnis zur Zelle außerordentlich lang — er mißt fast 1 mm — liegt er zwischen den Nachbarzellen verborgen. Wächst die Ovocyte heran, so rollt sich der Schwanz allmählich um diese auf; bei seiner Länge führt dies zu Bildern, die wie ein Fadenknäuel aussehen. Leicht ist der viel stärker färbbare Kopf von dem blassen Schwanz zu unterscheiden. Beide bleiben in dem oberflächlichen Plasma der Zelle

isoliert, das meist als eine flüssigkeitsreichere Zone sich deutlich abgrenzt. Mit dem energischeren Einsetzen der Dotterbildung, die in Bläschen rund um den Kern beginnt, wird das Spermium mehr an

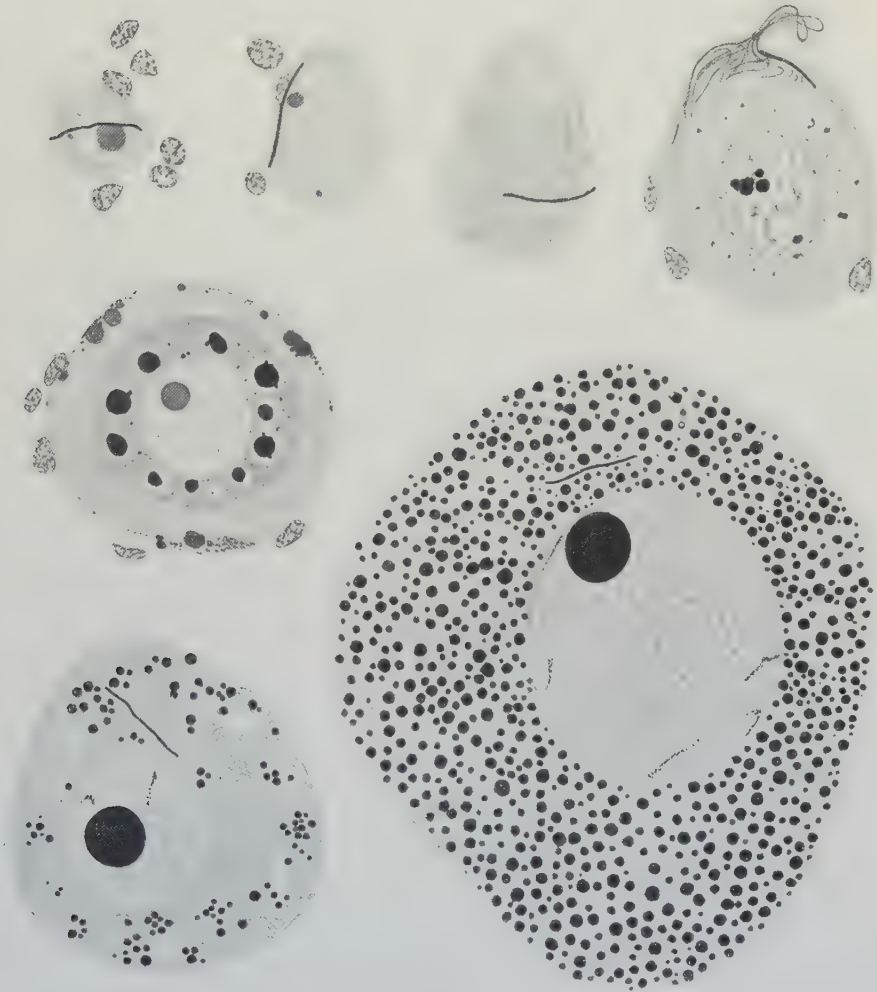


Fig. 104. Besamung der Ovocyte von *Saccocirrus*. Nach Buchner.

eine Seite der Zelle geschoben. Der Schwanzfaden färbt sich nun intensiver, ein erster Hinweis auf seine bald einsetzende Plasmolyse, und da häufig einige seiner Schlingen von der Zelle abstehen, so nimmt auch das flüssige Plasma eine entsprechende Knospenform an, ein erneuter hübscher Beweis für die formgebende Bedeutung fibril-

lärer Strukturen in der Zelle. Auf einem nächsten Stadium findet sich von dem Schwanz nichts mehr, statt dessen treten für nur kurze Zeit ebenso färbare Tröpfchen an der Zelloberfläche auf, die wohl sicher als dessen Zerfallsprodukte anzusehen sind. Wir werden später nochmals auf die nicht seltene derartige plasmolytische Degeneration des Schwanzes im Eiplasma zurückkommen. Wenn diese Tröpfchen von letzterem resorbiert sind, findet sich der Kopf meist tiefer in ihm liegend, stets in seiner ursprünglichen Form, nur häufig einige wellige Krümmungen zeigend.

So verhardt er nun, in Kernnähe bleibend, während der ganzen übrigen Wachstumsperiode.

Veränderungen erleidet er erst zur Zeit der Reifeteilungen. Während der ersten kontrahiert er sich zu einem unregelmäßig begrenzten Klümpchen, das dann in eine Anzahl dicht beisammenliegender Körnchen zerfällt, von denen sich nicht sicher sagen läßt, ob sie den Chromosomen gleichzusetzen sind. Erst wenn die mütterlichen Chromosomen sich nach der zweiten Reifeteilung zu einem Kern rekonstruieren, tut dies auch das Spermachromatin. Nebeneinanderliegend entstehen zwei langsam wachsende Kerne, die nach einiger Zeit völlig miteinander verschmelzen. Die Furchung aber setzt erst ein, wenn diese Eier durch die Ovidukte in das Seewasser austreten. Wir lernen aus diesem Fall, daß der Schwanz, der eine Mitochondrienhülle trägt, vom Eiplasma resorbiert wird, daß der Spermakopf, vor den Reifeteilungen unverändert, während diesen zerfällt und parallel den weiblichen Chromosomen einen Kern rekonstruiert, um mit dem mütterlichen Vorkern zu verschmelzen. Die Furchungschromosomen bilden sich also sekundär aus einem Synkaryon heraus.

Wenn wir die Besamung eines Distomumeies mit diesen Verhältnissen vergleichen, so besteht der Unterschied in erster Linie darin, daß das Ei nach ihr nicht mehr wächst (Fig. 105). Der Kern aber hat noch ziemlich weitgehende Umwandlungen durchzumachen, bis er sich zur ersten Reifeteilung anschicken kann; denn zur Zeit des Eindringens des Spermiums sind die Tetraden, die sich trotz der sehr geringen Wachstumsperiode völlig auflockern, noch nicht rekonstruiert. Dies geschieht erst nach erfolgter Besamung. Wenn das Ei aus dem Ovar in den Uterus übergetreten ist, gesellen sich meist vier, selten drei oder fünf Zellen aus den seitlichen Dotterstöcken zu ihm und ein einziges Spermium dringt gleichzeitig ein. Die „Dotterzellen“ aber bekunden sich nun, wie wir schon früher gesehen haben, als Schalenzellen, denn die lichtbrechende Substanz,

die ihr Plasma völlig erfüllt, fließt aus und bildet die starke Eischale, die dann eine besamte Ovocyte und die leeren Schalenzellen umschließt. Das Spermium ist in seiner ganzen Länge eingedrungen. Der etwas dickere Kopf geht unmerklich in den Schwanz über. Merkwürdigerweise rollt es sich stets in einigen Windungen um eine



Fig. 105. Besamung, Reifung und Befruchtung des Distomum-Eies.
Nach Totalpräparaten. Original.

Kappe des Kerns. Es dauert ziemlich lange, bis sich im Kern zehn Tetraden kondensieren, und das Spermium sich zu einem dicken kommaförmigen Körper verdichtet. Während der ersten Ovocyten- teilung behält es diese Form bei, während der zweiten zerfällt es spontan in seine zehn Chromosomen, die in einem geschlossenen Häuf- chen beisammen bleiben. Das männliche und weibliche Chromatin rekonstruiert dann gleichzeitig einen retikulären Vorkern, beide

berühren sich bald mit einem großen Teil ihrer Oberfläche und fließen in einen zusammen, aus dem sich nach einiger Zeit die 20 Chromosomen der ersten Furchungsteilung herausbilden. Die beiden Richtungs-

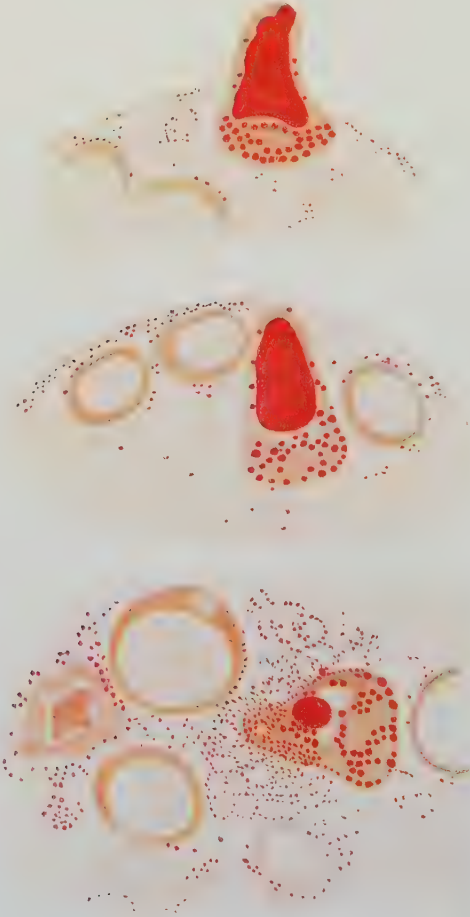


Fig. 106. Besamung des Ascaris-Eies. Verhalten der väterlichen und mütterlichen Mitochondrien. Altmannsche Granulafärbung. Nach Meves.

körper, von denen einer sich meist noch einmal teilt, werden zu den Schalenzellen geschoben, zwischen denen sie als verklumpende Kugeln, in denen gerne Vakuolen auftreten, stets zu finden sind. Das Schicksal des Schwanzes ist nicht leicht zu verfolgen, sicher verfällt er bei der Kontraktion des Spermakopfes der Resorption. Die Schalenbildung ohne Mikropyle wird also hier dadurch ermöglicht, daß sie nach der Besamung erst einsetzt.

Das gleiche gilt für die Ascariseier (Fig. 106). Auch der Entwicklungsgrad der Ovocyte ist nur um wenig weiter fortgeschritten. Aber der atypische Bau der Spermien gestattet uns, besonders leicht nicht nur das Schicksal des Chromosomenbestandes, sondern auch der plasma-

tischen Bildungen der Samenzelle zu verfolgen, der Mitochondrien und des Glanzkörpers. Das Spermium dringt hier ein, wenn der Kern beginnt, die vielpolige Spindel auszubilden, die wir im vorangehenden Kapitel dann allmählich in die Tonnenfigur haben übergehen sehen. Es setzt sich mit seiner Breitseite an der Oberfläche des noch

schalenlosen Eies fest und kriecht, zunächst ohne seine Form zu verändern, in dessen Plasma hinein. Während die sich entwickelnde Reifespindel aus der Eimitte zur Oberfläche aufsteigt, wandert das Spermium in das Zentrum. Hierbei unterliegt es jedoch tiefgreifenden Veränderungen. Seine Form wird immer mehr die einer Kugel, deren Kontur anfangs mannigfache Höcker besitzt und erst nach Ausstoßung des ersten Richtungskörpers einer glatteren Oberfläche Platz macht. Der Glanzkörper wird rasch resorbiert, er nimmt ebenfalls zunächst Kugelform an, wird dann immer kleiner und schwindet vor

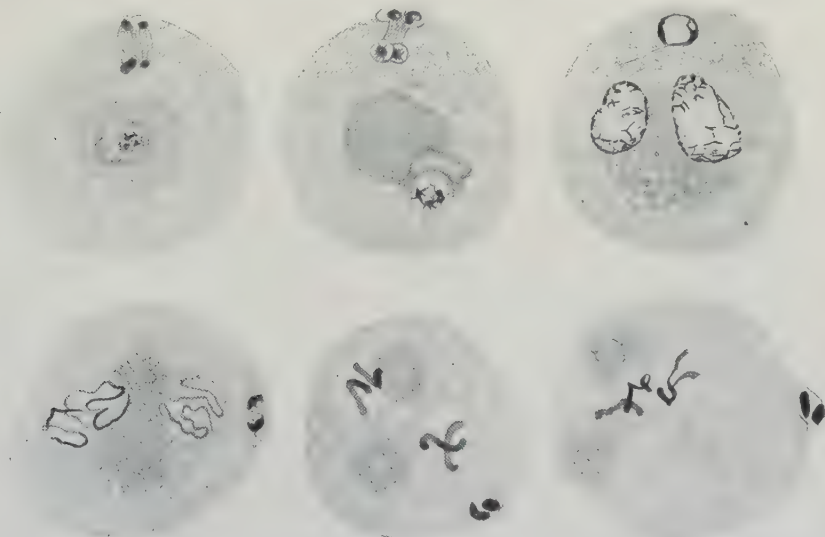


Fig. 107. Entwicklung der beiden Vorkerne und Bildung der ersten Furchungsspindel im *Ascaris*-Ei. Nach Boveri.

Durchführung der ersten Reifeteilung völlig. Die Mitochondriengranula des Spermiums sind wesentlich größer wie die des Eies. Sie treten zum Teil an die Oberfläche des Spermiums und zerfallen, zunächst in seinem spitzen Teil, in Körnchen, die nicht mehr größer sind als die mütterlichen Mitochondrien rundum im Eisplasma, bis am Ende alle väterlichen Mitochondrien feinkörnig geworden sind. Dieses Stadium wird noch vor der Anaphase der ersten Reifeteilung erreicht. Zu dieser Zeit hat sich auch eine Tendenz der weiblichen Mitochondrien geltend gemacht, sich um das Spermium anzusammeln und die peripheren Teile des Eies nahezu mitochondrienfrei zu machen. Die väterlichen Granula aber setzen ihre zentrifugale Bewegung fort, so daß nach Ablauf der ersten Reifeteilung das kugelige Spermien-

plasma völlig mitochondrienfrei mitten im Ei und in einem dichten Mitochondrienhof liegt.

Während dieser ganzen Periode blieb das väterliche Chromosomenmaterial unverändert kompakt (Fig. 107). Seine Entfaltung setzt erst während der zweiten Reifeteilung ein. Zunächst liegen die beiden Chromosomen mit scharfer Kontur stark kondensiert in dem Rest des Spermienplasmas. Die Vorkernbildung wird nun an ihnen wie an den weiblichen Chromosomen dadurch eingeleitet, daß eine fortschreitende Trennung einer blasseren achromatischen Grundsubstanz und eines chromatischen ihr aufgelagerten Spiralfadens einsetzt. Es wird die allmähliche Ausbildung der Kerne also von ganz der gleichen Erscheinung begleitet, wie wir sie gelegentlich der normalen Mitose, speziell auch von den Furchungsteilungen der *Ascaris* kennen lernten, und was dort über die Frage nach der Entstehung des Kernsaftes und des Liningerüstes gesagt wurde, gilt auch hier. Mit völliger Sicherheit läßt sich vor allem bei der Größe der Chromosomen und ihrer geringen Zahl beobachten, daß nur eine Spirale sich aus jedem Chromosom entwickelt. Die beiden immer mehr heranwachsenden Vorkerne legen sich dicht zusammen, d. h. der weibliche rückt frühzeitig in die Mitte. Die Lockerung geht so weit, daß dornartige Ausläufer am Chromosom sprossen und die Kerne, wenn sie ihre endliche Größe erreicht haben, einen retikulären Bau zu besitzen scheinen. Tatsächlich lehrt aber ein gewissenhaftes Studium, daß die vier Schleifen doch stets im Ruhekern nachweisbar sind, und eine Kontinuität zwischen den Elementen der Furchungsmitose und denen des Spermiums und der Reifung vorhanden ist, wozu die *Ascaris*furchung uns wiederum eine Parallele bietet.

Eine Verschiedenheit von dem bisher bei *Saccocirrus* und *Distomum* Beobachteten liegt nun darin, daß die beiden Vorkerne nicht miteinander verschmelzen, sondern nebeneinander ihre Chromosomen wieder verdichten, derart, daß sich rückläufig der vorangegangene Prozeß der Auflockerung wiederholt, und unmittelbar in die erste Furchungsteilung übergehen. Erst treten zarte, aber deutliche Spiralen auf einer achromatischen Achse auf, diese verkürzt sich, die Windungen nähern sich und in späten Stadien erinnern nur noch regelmäßige Höckerchen des Chromosoms an dessen intime Struktur. Der Längsspalt desselben tritt ziemlich spät auf. Die Auflösung der beiden Kernmembranen leitet unmittelbar in das Äquatorialplattenstadium über, dessen weitere Schicksale wir schon kennen (Seite 28). Daraus geht hervor, daß sich mit dem Verschmelzen der Vorkerne

keinerlei wesentliche Vorgänge des entwicklungsreggenden Aktes abspielen.

Nachzuholen haben wir in unserer Darstellung die Geschichte der Teilungsorgane. Wir wissen aus der Histogenese des Spermiums, daß ein oder sogar zahlreiche Zentriole in dieses eingegangen sind, und von den Reifeteilungen her, daß die mütterlichen Zentren, soweit sie zur Leitung der Eireifung noch auftraten, nach dieser verschwunden sind. Da wir bis jetzt das Spermium stets ganz vom Ei aufgenommen sahen, können wir mit Sicherheit sagen, daß jene väterlichen Zentren in das Eiplasma gelangen. Ein morphologischer Nachweis, daß eines von ihnen den beiden Furchungszentren den Ursprung gibt, kann nur aus der Lage der eben sichtbar gewordenen Organelle entnommen werden. Distomum ist hierzu ein wenig geeignetes Objekt, bei Saccocirrus treten die Zentren zuerst auf, wenn der Spermakopf in Körnchen zerfällt, bei *Ascaris*, bevor sich die Chromosomen auflockern, beidemale in nächster Nähe der Spermachromosomen, jedoch so, daß eine Lagebeziehung zum Spermakern nicht mehr zu entnehmen ist (Fig. 108). Bei beiden Tieren teilen sie sich frühzeitig; bei Saccocirrus bleiben sie lange nebeneinander liegen, bei *Ascaris* wandern sie rasch auseinander, durch eine deutliche Desmose miteinander verbunden. Diese Zentriole bilden erst später, wenn die Furchung herannaht, ihre stattlichen Zentrosomen aus, ein erneuter Beweis für die unwesentliche Natur der letzteren. Vorher stellen sie sich so zwischen die beiden Vorkerne ein, daß die Desmose der Lage der hier rein plasmogenen Zentralspindel entspricht.

Eine Anzahl weit günstigerer Objekte belegt mit viel größerer Beweiskraft die väterliche Natur der embryonalen Zentren. Hierzu gehören die Echinodermen. Wir wollen uns mit *Asterias* und einem Seeigel befassen. Von ersterem wissen wir, daß die Eireifung nach Austritt des Eies in das Wasser einsetzt. Wir haben nun hier den Zeitpunkt der Besamung in der Hand. An diesem Objekt können wir uns überzeugen, wie streng die Besamungsmöglichkeit an von Fall zu Fall verschiedene Reifezustände der Ovocyte gebunden ist. In Eier,

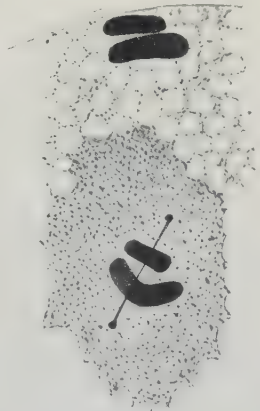


Fig. 108. Väterliche und mütterliche Chromosomen im *Ascaris*-Ei, Teilung des väterlichen Spermazentrums mit Desmosenbildung. Nach Veydovsky.

die nicht die definitive Größe erreicht haben, wird nie ein Spermium eindringen, und auch ausgewachsene Eier lassen keines herein, wenn nicht ein erstes Stadium der Richtungskörperbildung erreicht ist. Es ist bei *Asterias* zur Besamung notwendig, daß die Kernmembran begonnen hat sich zu lösen und die Mischung des Eisplasmas mit

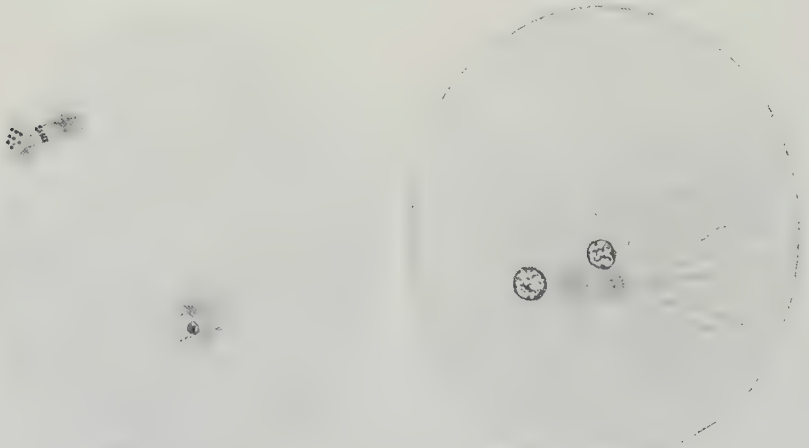


Fig. 109. Befruchtung des *Asterias*-Eies. Nach Wilson-Mathews.

dem Enchylemm stattfindet. Hierdurch muß eine uns unbekannte Umwälzung im Chemismus der Zelle, speziell ihrer Oberfläche eintreten, die ein Eindringen ermöglicht. Nach der anderen Seite hin ist keine Grenze gezogen. Wir können erst nach Ablauf der ersten Teilung oder auch nach völliger Beendigung der Reifung und Ausbildung eines kleinen weiblichen Vorkernes besamen. Hier und bei den Seeigeln tritt nun, schon bevor der gedrungene kegelförmige Kopf sich lockert, an seiner Breitseite, wo der Spermaschwanz ansaß, ein distinktes Zentriol mit einer Strahlung auf (Fig. 109). Zunächst, entsprechend der Lage des Spermiums beim Eindringen, vom Eizentrum abgewandt, wendet sich die rasch heranwachsende Strahlung diesem zu und verursacht damit eine Rotation des Kopfes um 180°. Während die Ei-

chromosomen ihre Reifung vollenden, teilt sich das Spermazentrum in zwei, der Kopf wird vakuolisiert und quillt allmählich zu einem Kern auf. Es kann also zu einem Zustand im Zelleben kommen, in dem väterliche und mütterliche Zentren nebeneinander in einer Zelle funktionieren. Stets aber gehen dann letztere zugrunde und die beiden gleichgroßen Vorkerne legen sich ganz so zwischen den väterlichen, auch hier rein plasmogenen Spindelapparat wie bei *Ascaris*.

Das ist anders, wenn das Ei bereits zur Zeit seiner Besamung die Reifung hinter sich hat, gewissermaßen schon bereit ist zur Kernverschmelzung. Dann hat der Spermakopf nicht die Zeit, in gleicher Weise aufzuquellen und es kommt zum ersten Male zu einer Verschmelzung unähnlicher Vorkerne. Um dieses Verhalten zu studieren, eignet sich das Seeigeelei jedoch besser. Dieses wollen wir auch benutzen, um die Besamung des Eies und dessen Reaktion auf das Spermium im Leben genauer zu verfolgen.

Das Seeigeelei ist, wie wir gesehen haben, von einer ziemlich mächtigen gallertigen Hülle umgeben, die an einer Stelle von einem Mikropylkanal senkrecht durchbohrt ist (vgl. Fig. 87). Dorthin wurden auch die Richtungskörper abgegeben, die entweder abgeflacht unter der Hülle liegen bleiben oder auch gelegentlich in den Mikropylkanal geschoben werden. Wir haben jedoch schon mitgeteilt, daß trotz dem Vorhandensein dieses Kanals die Spermien allseitig in das Ei eindringen können; gelegentlich, vielleicht etwas häufiger, wird er allerdings auch benützt. Dem Spermium, das nun der Eioberfläche zuerst sich nähert, schickt diese eine kleine Vorwölbung entgegen. Während der Kopf und das Mittelstück, das wir als kompaktes ringförmiges Organ hinter diesem gelegen antrafen (Seite 86), von den pendelnden Bewegungen des Schwanzes getrieben, stets in diesen „Empfängnis-hügel“ eintreten, wird meist der letztere außen abgeworfen (Fig. 110). Man hat jedoch auch beobachtet, daß er mit einbezogen wird und dort ähnlich in Tropfen zerfließt, wie wir es vom *Saccocirrus* her kennen.

Um das Spermium sammelt sich eine flache kegelförmige dichtere Plasmamasse, die von dem wandernden Kopf etwas nach innen ausgezogen wird. Bei anderen Objekten steigert sich eine solche Erscheinung und die ganze Bahn des Spermiums wird durch einen Schweif besonderen Plasmas markiert, der für die Orientierung der ersten Furchungsteilung im Ei von Bedeutung werden kann. Während das Spermium sich einbohrt, hebt das Ei die Befruchtungsmembran ab, ein Vorgang, der sich sehr schnell abspielt und in den einen Einblick zu erhalten, die Anwendung niederer Temperaturen gestattet.

Dadurch wird der Ablauf wesentlich verlangsamt. Zunächst wird die Oberfläche unregelmäßig höckerig, weil außerordentlich zahlreiche Bläschen auf ihr entstehen. Diese vergrößern sich durch Aufnahme von Seewasser rasch und wachsen außerdem durch Zusammenfließen immer mehr an, so daß die Berührungspunkte mit dem Eiplasma immer seltener werden. Schließlich hat sich so durch

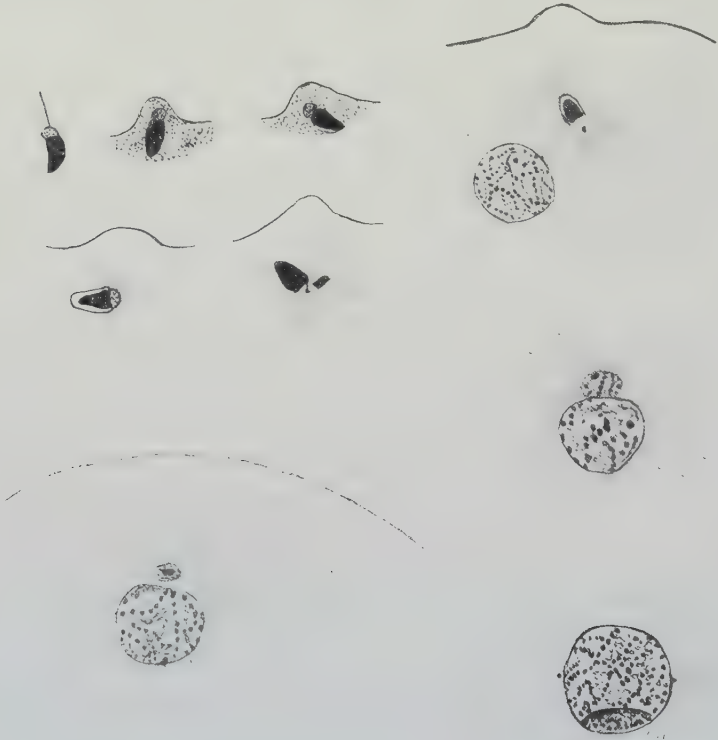


Fig. 110. Besamung und Befruchtung des Seeigeleies. Nach Wilson-Mathews.

diesen plasmolytischen Prozeß der Eioberfläche rundum eine unter günstigen Bedingungen völlig glatte Membran abgehoben, die das Eindringen weiterer Spermien verhindert (Fig. 111, vgl. hiezu auch Kapitel 15). Die Wanderung des Spermiums ist die gleiche wie bei Asterias, der Kopf ist, wenn er den weiblichen Vorkern berührt, jedoch erst zu einem kleinen runden, sehr dicht chromatischen Bläschen geworden. Auf ihm fließt er zu einem immer flacheren Buckel auseinander, der schließlich ganz in den Eikern einbezogen wird. Anfangs grenzt er sich auch dann noch gegen dessen Reti-

kulum ab; bevor die Chromosomen sich zur ersten Furchungsmitose kondensieren, ist aber ein nach allen Seiten gleichstrukturierter Kern entstanden. Das Verhalten der Zentren muß hier etwas anders sein als beim *Ascaristypus*. Zuerst liegt dem Eikern eine einzige Strahlungsfigur seitlich an, dann wächst sie derart, daß der Eikern selbst zu ihrem Mittelpunkt wird; wenn die Chromosomen erscheinen, hat sich die Strahlung geteilt, zwei Pole ziehen den Kern etwas in die Länge. Die Zentralspindel entsteht daher auch im Gegensatz zu *Ascaris* aus dem Kern und erscheint oft sehr scharf gegen die plasmogenen Polstrahlungen abgesetzt (Fig. 110).

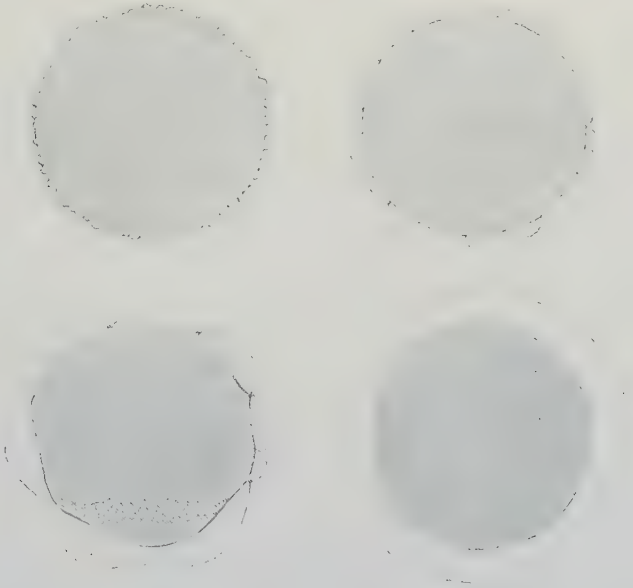


Fig. 111. Abhebung der Befruchtungsmembran an gekühlten Eiern.
Nach J. Loeb.

Die Mitochondrien haben ein merkwürdiges Schicksal. Der kleine Ring löst sich vom Kern im Laufe der zentripetalen Wanderung, bleibt kompakt in der Nähe der ersten Furchungsmitose liegen und kommt hierdurch wahllos in eine der Tochterzellen. Dies wiederholt er mehrmals, bis er schwindet.

Bevor wir nun zu einer allgemeinen Betrachtung des Befruchtungsprozesses übergehen, wollen wir noch auf ein einheimisches Objekt hinweisen, das den Vorgang der Eireifung und Befruchtung in seinen großen Zügen sehr schön beobachten läßt, auf die kleinen Erdnematoden, vor allem *Diplogaster longicauda*.

Das Ei dieses Wurmcs wird befruchtet, nachdem es durch den engen Ausführungsgang des Ovars in das anschließende Receptakulum gepreßt worden ist. Die Spermien, die sich dort finden, sind kegelförmig, ähnlich denen der *Ascaris*; hierauf gleitet es in den Uterus, wo es zunächst seine beiden Richtungskörper abschnürt (Fig. 112). Ist der Prozeß der Besamung nicht im Leben zu beobachten gewesen, so findet man nun leicht etwa in der Eimitte den Kern, nach hinten (vaginawärts) den aufgequollenen Spermakern. Die zu Beginn unregelmäßige Form des Eies schwindet rasch und der mütterliche Kern steigt nach vorne auf, um die erste Reifeteilung einzugehen. Eine

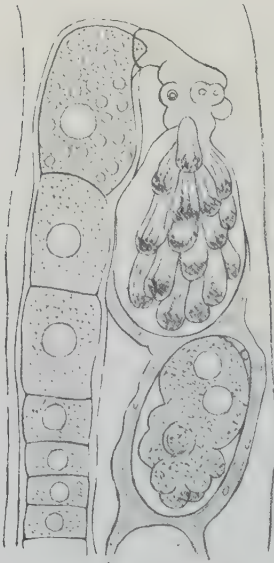


Fig. 112. Ovar, Ovidukt, Receptakulum Seminis und Uterus mit einem Ei (Befruchtungsstadium) bei *Diplogaster* (nach dem Leben).
Nach Ziegler.

helle Zone bezeichnet die Stelle. Ganz wie bei *Ascaris* wird kurz vor der Abschnürung des ersten Richtungskörpers Flüssigkeit vom Ei ausgepreßt, so daß vorher in ihm vorhandene Vakuolen schwinden und ein Zwischenraum zwischen Zelle und Eihaut entsteht. Deutlich ist der erste Richtungskörper und hierauf die Abschnürung des zweiten zu sehen. Wenn nun beide Vorkerne aufeinander zuwandern, macht das Ei merkwürdige amöboide Bewegungen, die zu allerlei Mißgestaltungen führen, welche aber schwinden, wenn die Verschmelzung vollendet und die erste Furchungsspindel in Bildung begriffen ist (Fig. 113).

Letztere läßt sich in ihrem ganzen Verlauf sehr wohl verfolgen, ebenso die weitere Embryonalentwicklung, die gewöhnlich im Uterus bis etwa zum 16-Zellenstadium, oft aber auch bis zu kleinen Würmchen führt. So kann uns dieses Objekt bis zu einem gewissen Grad Seeigel und Seesterne ersetzen.

Erwähnt sei schließlich noch, daß bei Insekten, Selachiern, Reptilien und Vögeln es normalerweise zu einer Polyspermie kommt, indem oft zahlreiche Samenzellen in das Ei eindringen. Für die Befruchtung ist diese Erscheinung aber bedeutungslos, da auch dann stets nur eines mit dem Eikern verschmilzt, die übrigen aber im Dotter nach mehrfachen Teilungen zugrunde gehen. Ob ihnen hiebei gelegentlich noch eine physiologische Rolle zukommt, steht nicht fest.

Wenn wir aus den so verschiedenartigen Besamungs- und Befruchtungstypen, die wir nun kennen gelernt haben, das Allgemeingültige, für die Erkenntnis vom Wesen der Befruchtung Notwendige abstrahieren wollen, so müssen wir als durchgehende Erscheinung vor allem das Eingehen des väterlichen Chromosomenbestandes in die Eizelle bezeichnen. Unwesentlich ist der Zeitpunkt, wann dies geschieht, ebenso die Art, wie die Chromosomen sich aus dem Spermakopf ent-

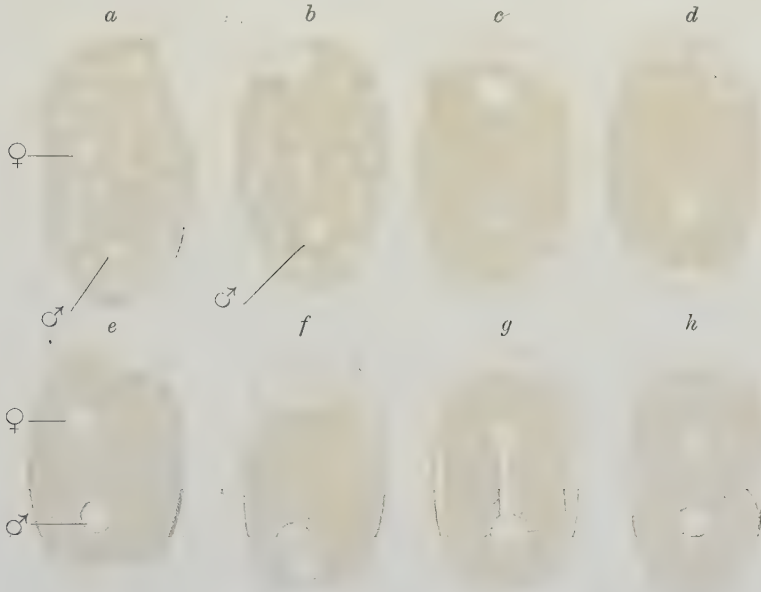


Fig. 113. Besamung, Reifung, Befruchtung und erste Furchungsteilung bei *Diplogaster* (nach dem Leben). *a* Ei besamt, Ovocytenkern noch erhalten. *b, c* Abschnürung des ersten Richtungskörpers. *d* Abschnürung des zweiten Richtungskörpers. *e* Die Vorkerne wandern aufeinander zu.

f Verschmelzung derselben, Auftreten der Strahlung. *g, h* erste Furchungsteilung. Nach Ziegler.

fallen, ob dieser spontan in solche zerfällt, ob er zu einem völligen Ruhekern sich entwickelt, eine Anzahl Karyomeriten liefert oder gar im Spermium die Chromosomen stets isoliert und zählbar vorhanden waren (*Ascaris univalens*, *Ancyracanthus*). Unwesentlich ist endlich, ob vor der ersten Furchungsteilung eine Verschmelzung beider Kerne stattfindet. Kann sich die bei *Ascaris* z. B. angebaute Unabhängigkeit der beiden ja gar nicht selten so weit steigern, daß auch in der Äquatorialplatte noch das Chromosomenmaterial verschiedener Herkunft getrennt bleibt und in der Tochterzelle je

einen selbständigen Kern bildet und dies sich durch mehrere Furchungsschritte wiederholt. Eine solche Gonomerie, wie sie z. B. die Crustazeen vielfach besitzen, ist in anbetracht der Erkenntnis der Chromosomenindividualität ja keineswegs etwas prinzipiell Neues. Sie stellt nur einen interessanten Spezialfall dar.

Wesentlich ist vielmehr die Tatsache, daß durchweg das väterliche und das mütterliche Chromosomenmaterial nach so verschiedenartigen vorangehenden Zuständen plötzlich physiologisch harmonisiert und gleichsinnig in die erste Furchungsmitose eingeht. Zustände, in denen infolge artfremder Besamung diese „idioplasmatische Harmonie“ des väterlichen und mütterlichen Chromatins fehlt, werden

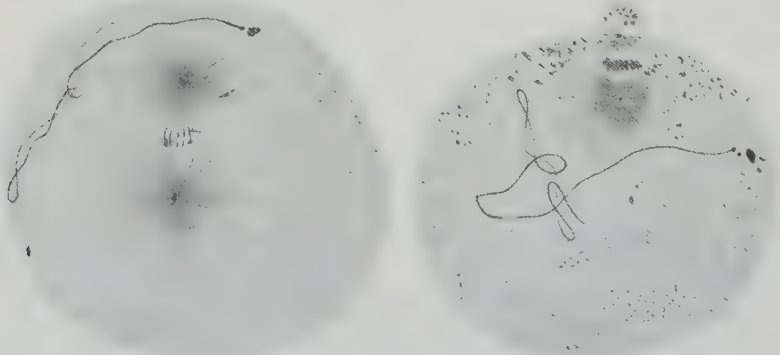


Fig. 114. Das Spermium und Beginn der Tätigkeit seines Zentriols während der ersten und zweiten Reifeteilung bei *Physa*. Nach Kostanecki.

uns später zeigen, wie mannigfache Möglichkeiten einer Störung normalerweise in diesem Augenblick glücklich vermieden werden.

Als unumgänglich notwendig hierzu hat sich aus den angeführten Beispielen das Vorhandensein eines richtig abgestimmten Teilungsapparates ergeben. Die Theorie, daß dieser in seinem erregenden Teile, dem Zentriol, im allgemeinen väterlicher Herkunft sei, läßt sich morphologisch so gut stützen, wie dies überhaupt für einen physiologischen Prozeß möglich ist. Es gibt Objekte, die dies noch eindringlicher tun wie die Echinodermen. Bei Mollusken z. B., so bei *Physa*, läßt sich im Ei noch das ganze Spermium nachweisen, wenn genau zwischen Kopf und Schwanz um ein distinktes Zentriol eine Strahlung entsteht, und dieses sich für die erste Furchung noch an Ort und Stelle teilt (Fig. 114).

Dieses Zentriol ist, wie die Samenbildung lehrte, keineswegs das der letzten Spermatocyteinteilung, sondern eines der mehr oder

minder zahlreichen Abkömmlinge desselben. Die übrigen, besonderen Bedürfnissen des Spermiums dienenden machen sich im mütterlichen Plasma nicht mehr geltend.

Die vor allem so in die Augen fallende Entwicklungserregung des Eies auszulösen, ist das Eindringen eines Spermiums keineswegs unumgänglich nötig. Denn wir werden in späteren Kapiteln sehen, daß eine solche sich auch im unbefruchteten Ei gar nicht selten bemerkbar macht (Parthenogenese). In solchen Fällen vermag also das Ei nach seiner Reifung aufs neue vollauf funktionstüchtige Zentren hervorzubringen, und zwar nicht nur wo die Fähigkeit eine stets normalerweise geübte ist (physiologische Parthenogenese), sondern auch, wo es unter gewöhnlichen Verhältnissen nie dazu imstande ist (experimentelle Parthenogenese z. B. der Echinodermen).

Wir kennen die dabei wirksamen Kräfte nicht genauer, aber es muß von vorneherein nicht als ganz ausgeschlossen betrachtet werden, daß auch manche befruchtungsbedürftigen Eier diese Bildungsmöglichkeit nicht verloren haben, und dann die in das Spermium eingegangenen Zentren funktionslos bleiben. Bei mehreren Objekten glaubte man in letzter Zeit etwas Derartiges annehmen zu müssen.

Die Bedeutung, die bei der Befruchtung die Neukombination der Chromosomen besitzt, in denen, wie wir im Kapitel 4 dargelegt haben, mit Notwendigkeit Erbträger des väterlichen und mütterlichen Organismus zu sehen sind, liegt auf der Hand. Die Mannigfaltigkeit der Individuen, eventuell auch eine besonders günstige Gruppierung der Eigenschaften wird durch sie bedingt. Weiterhin aber hat man guten Grund, den Wert dieser ständigen Umgruppierung geradezu in einer Auffrischung der Lebenstüchtigkeit der Organismen zu sehen. Allgemeine biologische Betrachtungen (vgl. auch Kapitel über physiologische Parthenogenese) und spezielle Erfahrungen, besonders an Protisten, bei denen Entwicklungserregung und Befruchtung oft keineswegs nach Metazoenart Hand in Hand gehen, lassen vermuten, daß die Mischung väterlichen und mütterlichen Chromatins eine uns unbekannte verjüngende gegenseitige Beeinflussung im Gefolge hat, eine Vorstellung, die man in die Hypothese von der Amphimixis gekleidet hat.

Eine solche biologische Theorie der Befruchtung wird durch eine mehr von chemisch-physikalischen Erwägungen ausgehende Betrachtungsweise in glücklicher Weise ergänzt. Da deren Argumente in erster Linie von den Erfahrungen mit künstlicher Parthenogenese ausgehen, werden wir uns dort mit ihnen zu befassen haben.

Hier wollen wir vielmehr weiterhin die Frage beantworten, inwieweit die übrigen Bestandteile des Spermiums, die in das Ei eingehen, für dieses, d. h. für die Entwicklungserregung und den neuen Organismus von Bedeutung sind. In diesem Zusammenhang muß noch einmal daran erinnert werden, daß ein Teil der Spermaorganelle ausschließlich Wert besitzt für das Aufsuchen und Eindringen in das Ei. Deshalb werden solche Teile auch vielfach an der Eioberfläche abgeworfen, wie die komplizierte chitinige Schwanzblase der Dekapoden, oder der Schwanz des Seeigelspermiums und mancher anderer. In vielen Fällen dringt die Schwanzgeißel auch mit ein und wird vom Ei resorbiert. Wir dürfen dann wohl kaum einen anderen Vorteil hierin erblicken, als den einer bescheidenen alimentären Einrichtung. Werden ja nicht verwendete Spermien bei Wirbellosen und Wirbeltieren vielfach auch vom Uterusepithel aufgefressen. Auch in den nicht in das Verbindungsstück eingegangenen Zentriolderivaten in Kopf und Schwanz, die sicherlich in das Ei gelangen, können wir, wie schon erwähnt, nach unseren heutigen Kenntnissen nur untergehende Bildungen sehen, deren Leistungen in der Entwicklung und Statik des Spermiums ruhten. Dafür spricht schon die so wechselnde Entfaltung dieser Dinge.

Schwieriger wird die Frage bezüglich der Mitochondrien. Sie fehlen fast keinem Spermatozoon. Daß sie mit in das Ei gelangen, ist vielfach erwiesen. Formen der Aussaat in das weibliche, ebenfalls mit Mitochondrien durchsetzte Plasma, wie wir sie bei *Ascaris* beobachteten, sehen nicht nach Resorption eines nebensächlichen Stoffes aus. Man hat deshalb auch versucht, ihnen eine ähnliche für die Vererbung bedeutsame Rolle zuzuschreiben wie den Chromosomen, und sie als die Vererbungsträger des Plasmas anzusehen. Eine solche Vermutung läßt sich aber keineswegs aufrechterhalten. Abgesehen davon, daß wir über die Existenz echter Mitochondrien im Ei der Wirbellosen augenblicklich nur sehr wenig wissen, daß es Angaben über mitochondrienfreie Spermien gibt und über die völlige Resorption der väterlichen Mitochondrien im Ei, wie sie auch bei *Saccocirrus* wahrscheinlich ist, spricht das Beispiel des Seeigeleies zu eindringlich dagegen. Aus diesem Ei entwickelt sich völlig symmetrisch die Larve und, wie wir sehen werden, hat sogar jede der ersten vier Blastomeren die Potenz, einen vollständigen Organismus zu bilden. Die Spermamitochondrien müßten sich also, ähnlich wie bei *Ascaris*, vor der ersten Furchung schon gleichmäßig im Ei verteilen; tatsächlich geraten sie aber ja willkürlich in irgendeine

Blastomere. Wir müssen uns daher vielmehr bescheiden mit der Vermutung, daß diese Substanzen wohl gelegentlich spezifischen unbekannten Zwecken dienen, in anderen Fällen aber im Ei ebenso funktionslos zugrunde gehen, wie so manche andere Spermateile. Über die Rolle der mütterlichen Mitochondrien werden wir in Kap. 18 noch zu berichten haben. Die gleiche völlige Unkenntnis müssen wir bekennen, wenn die Frage nach der Funktion so spezifischer Spermienkomponenten, wie es zum Beispiel der Glanzkörper der Nematoden ist, zu beantworten ist.

Es würde den Rahmen dieses Praktikums zu weit überschreiten, würden wir nun an dieser Stelle der Versuchung nachgeben, darzulegen, wie z. T. mannigfach verändert, aber im Wesen doch stets gleich, bei Protozoen und bei Pflanzen überall der Befruchtungsakt zur Beobachtung gelangt und wie diesem auch den Reifeteilungen entsprechende Reduktionsvorgänge vorausgehen. Was die Geschlechtsverhältnisse der Protisten besonders interessant macht, ist die Möglichkeit, hier zu erleben, wie die bei Metazoen starr gewordenen Einrichtungen sich allmählich entwickelten und wie dabei auch gar manches sich erhalten hat, was nicht die Fähigkeit einer Weiterentwicklung in sich barg.

Die Trennung in somatisches und propagatorisches Material kann zunächst bei den Einzelligen natürlich nicht im Sinne der Metazoen verwirklicht werden. Wo aber sich metazoenähnliche Bedingungen boten, wie z. B. bei Volvocineen oder auch bei den Myxosporidien, können wir die Entstehung einer solchen Scheidung beobachten. Unter den koloniebildenden Volvocineen gibt es Formen, bei denen jedes Individuum zum Gameten werden kann, und die beiden verschmelzenden Organismen völlig gleichgroß sind, solche, die auch noch keine somatischen Individuen bilden, aber deutlich verschieden große, also männliche und weibliche Gameten, und endlich wie der Volvox, Kolonien, in denen die Gametenbildung auf wenige Individuen beschränkt bleibt, während die übrigen, nur somatischen Bedürfnissen dienend, dem Tode verfallen müssen. Hier erreicht dann auch die Verschiedenheit in der Gestalt der beiden Geschlechtsindividuen ihren Höhepunkt, es werden wenige große, runde, unbewegliche und reservestoffreiche weibliche Zellen und kleine, zahlreiche, geißeltragende männliche Zellen gebildet, die erstere aufsuchen müssen.

Diese Verschiedenartigkeit sehen wir vielfach, auch bei den niederen Pflanzen immer wieder in konvergenter Weise angestrebt und erreicht. Überall ist die innige Verschmelzung der Kerne das Einheitliche an dem Befruchtungsprozeß; auch die besondere Ein-

richtung der Konjugation, wie sie bei den Ziliaten sich entwickelt hat, wo ein gegenseitiger Austausch von Kernen zwischen zwei nur vorübergehend lose vereinigten Individuen stattfindet, unterscheidet sich nicht wesentlich von der echten Befruchtung oder Kopulation.

Wo deutlich zählbare Chromosomen im Protozoonkern gebildet werden, gelang es vielfach, vor dem Verschmelzungsakt zwei Teilungen zu konstatieren, die die Zahl auf die Hälfte herabsetzen und die oft ganz den Charakter einer Richtungskörperbildung besitzen. Außerordentlich oft treffen wir ferner, wo eine numerische Reduktion nicht festzustellen ist, vor der Kernkopulation auf zwei besondere Mitosen, die wir mit Sicherheit als Reifeteilungen ansehen können. Inwieweit wir ferner mit Recht einen nicht an Chromosomen gebundenen, zu dieser Zeit eintretenden Chromatinaustritt aus dem Kern als einen entsprechenden primitiveren Zustand der Reifung auffassen dürfen, ist noch nicht ganz klar.

Wir erwähnten schon, daß bei Protisten keineswegs stets Befruchtung Entwicklung auslöst. Vielfach verfällt der Organismus sogar in eine tiefe Ruhe, die durch eine nach der Kopulation ausgeschiedene Hülle gesichert wird.

All das bestätigt unsere von Metazoen abgeleiteten Vorstellungen von der fundamentalen Bedeutung des Befruchtungsaktes.

MATERIAL UND TECHNIK

Saccocirrus, Distomum, Ascaris, Asterias, Seeigel, Diplogaster.

Saccocirrus ist in Villefranche und in Neapel zu haben. Fixierung der ganzen Tiere in Sublimat ist ausreichend. Man schneidet die Weibchen im ganzen. Die Ovarien liegen paarig in jedem Segment, bei *S. papillocercus* meist vom 15., bei *S. major* vom 20. an, sie entstehen am hinteren Rand der Dissepimente. Die Eireifung und manchmal auch die Verschmelzung der Vorkerne geht im geschlossenen Verband des Ovars vor sich; gewöhnlich fallen die Eier vor letzterer in die Leibeshöhle, die meist ganz von ihnen erfüllt ist. Sie zeigen dann alle die beiden Richtungskörper und ein Stadium der Rekonstruktion der Vorkerne oder ihrer Verschmelzung. Die Furchung setzt erst ein, wenn sie ruckweise in das Seewasser entleert werden. Das so früh eingedrungene Spermium, insbesondere der stark färbbare stabförmige Kopf ist in jeder Eizelle zu finden. Um den Schwanzfaden deutlich zu machen, ist Eisenhämotoxylin nötig. Das Objekt ist so ein außerordentlich bequemes. Auch die

Dotterbildung, die anfangs zu einem regelmäßigen Kranz von wenigen großen Kugeln um den Kern führt, ist nicht uninteressant. Über den Bau der Geschlechtswege orientiere man sich bei Hempelmann, Zoologica Nr. 67. 1912.

Auch *Distomum lanceolatum*, das in Schlachthäusern jederzeit erhältlich, ist in mehrfacher Hinsicht sehr günstig, um Befruchtungsstadien zu veranschaulichen. Man kann hier nämlich die wesentlichen Züge der Reifung und Befruchtung am Totalpräparat des mit Boraxkarmin gefärbten und etwas gepreßten Tieres studieren. Man fertigt eine größere Anzahl solcher Präparate und sucht in ihnen die dem Ootyp zunächst gelegenen Schleifen des langgewundenen Uterus auf, die daran schon leicht kenntlich sind, daß in ihnen der Inhalt der noch zarten Eischale sich, im Gegensatz zu den älteren bräunlichen und schwarzen Eiern, noch rosa gefärbt hat. Hier findet man fast immer eine Anzahl der auf Fig. 105 wiedergegebenen Bilder, die auch aus ganzen Tieren herausgezeichnet sind. Schnitte zu machen lohnt sich bei dem Objekt weniger.

Über die Behandlung der *Ascaris*-Uteri haben wir schon gesprochen, auch über die Möglichkeiten, Stadien zu erlangen, die älter sind als das der beiden nebeneinander liegenden Vorkerne. Es sei auch hier wieder darauf hingewiesen, daß sich recht klare Übersichtsbilder mit Boraxkarmin-Totalpräparaten gewinnen lassen.

Um Einblick in das Verhalten der Mitochondrien bei der Besamung zu gewinnen, bedarf es aber komplizierter Methoden. Vorzügliche Resultate gewann man mit der Altmannschen Granulafärbung. Hierzu wird mit dem Altmannschen Gemisch fixiert (2 proz. Osmiumsäure und 5 proz. Kaliumbichromatlösung zu gleichen Teilen für etwa einen Tag). Es wird jedoch angegeben, daß sie nur guten Erfolg hat, wenn man nicht ganze Uterusstücke fixiert, sondern die Eier hier mit Nadeln herauszupft, sie hierauf 24 Stunden in öfters zu wechselndem destilliertem Wasser beläßt, und dann möglichst vorsichtig durch die Alkohole hinauf- und in Chloroform und Paraffin überführt. Gefärbt wird mit einer Anilinwasser-Säurefuchsinlösung, die folgendermaßen herzustellen ist. In 100 ccm kaltgesättigte filtrierte Lösung von Anilin in destilliertem Wasser gibt man 20 g Säurefuchsin und filtriert abermals. Dieses Gemisch wird in hoher Schicht auf den Objektträger gegossen und über der Flamme erwärmt, bis Dämpfe aufsteigen. Nach kurzem Abkühlen wiederholt man dies nochmals und läßt dann völlig erkalten. Die Differenzierung geschieht in zwei Lösungen (1. gesättigte Pinkrinsäurelösung in absolutem Alkohol

1 Vol., 20 proz. Alkohol 4 Vol.; 2. gesättigte alkoholische Pikrinsäurelösung 1 Vol., 20 proz. Alkohol 7 Vol.).

Nachdem man, soweit möglich, den Objektträger von der Farbe gereinigt hat, schwenkt man in Lösung 1 die weitere überschüssige Farbe ab und differenziert vorsichtig zunächst wieder in der gleichen Lösung, später aber besser in der zweiten bei mikroskopischer Kontrolle (unter Deckglas), zu deren Zweck man das Präparat in 94 proz. und 100 proz. Alkohol und Xylol bringt. Die Kerne müssen gelblich-grau, die Granula leuchtend rot sein. Zeigen sich statt letzterer noch diffuse rote Partien, so muß noch weiter differenziert werden. Der ganze Prozeß dauert nur etwa 3 Minuten. Die Pikrinsäure muß, um die Präparate gut haltbar zu machen, in 96 proz. Alkohol gründlich ausgewaschen werden.

Bezüglich *Asterias* vergleiche Seite 184. Wir stellen drei Serien her, eine, die besamt wurde, als die ersten Anzeichen der Kernauflösung bemerkbar wurden, eine zweite etwa zwischen der ersten und zweiten Reifeteilung, eine dritte nach völlig vollendeter Richtungskörperbildung und können in ihnen das entsprechend verschiedene Verhalten des Spermiums studieren, das einmal gezwungen ist, eine abwartende Stellung, ähnlich wie bei *Ascaris* einzunehmen, während der es Zeit hat, aufzuquellen, das andere Mal nach dem Seeigeltypus sofort den Eikern aufsucht. Die Schnitte werden mit Eisenhämatoxylin gefärbt.

Die Technik der Befruchtung gleicht der für den Seeigel eingehend dargelegten. Siehe daher für beide Objekte auch Seite 40.

Material von *Diplogaster* ist stets leicht zu bekommen. In der Erde finden sich überall abgekapselte junge Würmer von ihm und seinen Verwandten. Bereitet man ihnen einen günstigen Nährboden, indem man in einer zugedeckten Glasdose auf feuchte Gartenerde getötete und dann zerstückelte Regenwürmer legt, die in Bälde zu faulen beginnen, so vermehren sie sich in den weißlichen zähflüssigen Zersetzungsprodukten nach einigen Tagen enorm. Die Erde darf hierbei nie ganz eintrocknen. Die Tiere werden in Wasser unter Deckgläschen mit Wachsfüßen etwas gepreßt und lebend untersucht. Umgibt man das Präparat mit einem Wachsrand, um es vor Austrocknen zu schützen, oder bewahrt es in einer feuchten Kammer auf, so kann man sehr wohl die Reifung, Befruchtung und Furchung an einem Ei verfolgen. Man wähle die größten Weibchen zum Studium aus. Totalpräparate und Schnitte stoßen bei der Undurchdringlichkeit der Kutikula auf große Schwierigkeiten und lohnen sich nicht.

Die Tiere haben typische Nematodengenitalschläuche. Etwa in der Mitte befindet sich die Öffnung der Vagina, von der ein Schlauch kopfwärts, einer schwanzwärts zieht. Als Uterus, Receptakulum seminis, Ovidukt und Ovar zu bezeichnende Abschnitte folgen aufeinander. Zwischen beiden letzteren biegt der Faden um und verläuft rückläufig. Das Ovar stellt eine einfache Kette von immer kleiner werdenden Zellen dar. Um noch einige zeitliche Angaben über die Dauer der Stadien bei *Diplogaster longicauda* mitzuteilen, sei bemerkt, daß vom Austritt des Eies aus dem Ovar bis zur Ausstoßung des ersten Richtungkörpers und der Bildung des Zwischenraumes zwischen Ei und Eihaut $\frac{3}{4}$ bis 1 Stunde nötig sind; auch etwa $\frac{3}{4}$ Stunden liegen zwischen diesem Moment und der Abschnürung des zweiten Richtungkörpers. Bis sich die beiden Kerne aneinandergelegt haben, vergehen $\frac{1}{2}$ bis 1 Stunde, bis an einer Seite der beiden Kerne eine Strahlung entsteht und bald auf der andern Seite eine folgt, dauert es noch etwa 15—25 Minuten, ebensolange auch bis zur Zerschnürung des Eies in zwei Blastomeren.

Literatur

- Boveri, Th. *Zellenstudien 2. Die Befruchtung und Teilung des Eies von Ascaris megalocephala*. Jena 1888.
- — *Zellenstudien 3. Über das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungkörper und bei der Befruchtung*. Jena 1890.
- — *Zellenstudien 4. Über die Natur der Zentrosomen*. Jena 1900.
- Buchner, P. *Die Besamung der jugendlichen Oocyte und die Befruchtung bei Saccocirrus*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 12. 1914.
- Coe, W. R. *The maturation and fertilization of the egg of Cerebratulus*. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 12. 1899.
- Doflein, Fr. *Lehrbuch der Protozoenkunde*. 3. Aufl. Jena 1911.
- Griffin, B. B. *Studies on the maturation, fertilization and cleavage of Thalassema and Zirphaena*. Journ. Morph. Vol. 15. 1899.
- Goldschmidt, R. *Über das Verhalten des Chromatins bei der Eireifung und Befruchtung des Dicrocoelium lanceatum Stil. et Hass. [Distomum lanceolatum]*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. 1908.
- Häcker, Val. *Die Schicksale der elterlichen und großelterlichen Kernanteile*. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. 37. 1902.
- Hertwig, R. *Über Befruchtung und Konjugation*. Verh. deutsch. zool. Ges. 1892.
- Kostanecki, K. *Über die Herkunft der Teilungszentren der ersten Furchungsspindel im befruchteten Ei*. Arch. mikr. Anat. Bd. 68. 1906.
- — und Wierzejski. *Über das Verhalten der sog. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei*. Arch. mikr. Anat. Bd. 42. 1896.
- Korschelt, E. *Über Kernteilung, Eireifung und Befruchtung bei Ophryotrocha puerilis*. Z. wiss. Zool. Bd. 60. 1895.

- Lillie, F. R.** *The organisation of the egg of Unio, based on a study of its maturation, fertilization and cleavage.* Journ. Morph. Vol. 17. 1901.
- — *Studies of fertilization in Nereis. IV. The fertilization power of portions of spermatozoa.* Journ. exper. Zool. Vol. 12. 1912.
- Mead, A. D.** *Origin and behaviour of the centrosome in the Annelid-egg.* Journ. Morph. Vol. 14. 1898.
- Meves, Fr.** *Über die Beteiligung der Plastochondrien an der Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala.* Arch. mikr. Anat. Bd. 76. 1911.
- — *Verfolgung des sog. Mittelstückes des Echinidenspermiums im befruchteten Ei bis zum Ende der ersten Furchungsteilung.* Arch. mikr. Anat. Bd. 80. 1912.
- — *Verfolgung des Mittelstückes des Echinidenspermiums durch die ersten Zellgenerationen des befruchteten Eies.* Arch. mikr. Anat. Bd. 85. 1914.
- Rückert, J.** *Über Polyspermie.* Anatom. Anzeiger Bd. 37. 1910.
- Schellenberg, E.** *Oogenese, Eireifung und Befruchtung von Fasciola hepatica L.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 6. 1911.
- Vejdovsky, F.** *Zum Problem der Vererbungsträger.* Prag 1911—1912.
- Wilson, E. B., und Mathews, A. P.** *Maturation, fertilization and polarity in the Echinoderm-Egg.* Journ. Morph. Vol. 10. 1895.
- Ziegler, H. E.** *Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge der Nematoden.* Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 60. 1895.
-

13. Kapitel

Die Eireifung bei physiologischer Parthenogenese

Die normalerweise eintretende parthenogenetische Entwicklung des tierischen Eies ist eine keineswegs seltene Erscheinung. Bei vielen Tieren wechseln Generationen der Befruchtung nicht bedürftiger Weibchen mit solchen ab, deren Eier ohne Zutritt eines Spermiums sich nicht zu entwickeln vermögen. Häufig sind diese dann lebendgebärend, und unter Umständen ist ein derartiger Fall von Parthenogenese noch dadurch kompliziert, daß das Tier bereits in larvalem Zustand Eier produziert, die sich in seinem Inneren entwickeln, und nie zu einer Imago wird (Pädogenese), oder aber dadurch, daß vivipare Imagines Junge in sich tragen, die bereits vor der Geburt, also auch schon als Embryonen noch jüngere Embryonen in sich bergen. Diese erlangen aber dann nach ihrer Geburt noch ihre volle Entwicklungshöhe (Aphiden).

In all diesen Fällen, die wir unter den Würmern, Krustazeen und Insekten vor allem antreffen (Dicyemiden, Rotatorien, Trematoden, Cladoceren, Ostrakoden, Blattläusen, Schildläusen und Dipteren), geht die Erscheinung mit beträchtlichen Vermehrungsziffern Hand in Hand, und ist sichtlich zum Zweck einer gesteigerten Fortpflanzung und Ausbreitung erworben worden.

Bei einer anderen Gruppe, bei der die parthenogenetische Entwicklung nicht wie hier eine obligatorische, sondern eine fakultative ist, kann dies nicht der Grund ihrer Entstehung sein, denn in ihr werden fast stets die Eier, die Weibchen erzeugen sollen, besamt, die unbefruchtet sich entwickelnden geben die meist in der Minderzahl auftretenden Männchen (Bienen, Wespen, Ameisen, Blattwespen und Schlupfwespen). Die Parthenogenese kann also auch Beziehungen zum Geschlechtsbestimmungsproblem bekommen.

Das cytologische Interesse an der physiologischen Parthenogenese ist ein mannigfaches. Sie kann zum Prüfstein unserer theoretischen Vorstellungen werden, die wir an die Chromosomenreduktion, die Befruchtung, die Konstanz der Chromosomenzahlen und die Zentriole knüpfen. Die Tatsache, daß die Erscheinung an den verschiedensten Stellen des tierischen Stammbaumes angetroffen wird und oft nahe-

stehende Formen diese Fähigkeit nicht besitzen, deutet schon auf ihre polyphyletische Entstehungsweise hin, und die Mannigfaltigkeit der cytologischen Wege, die hierbei eingeschlagen werden, bekundet das gleiche. Jedoch können wir auch an der Hand des Chromosomengeschehens die oben erwähnten Gruppen auseinanderhalten. Die Parthenogenese der Hymenopteren trägt hiebei einen sehr einheitlichen Charakter. Da sie sich auch am weitgehendsten den normalen Verhältnissen nähert, sei sie zuerst behandelt.

Die alte Dzierzonsche Theorie, die besagt, daß im Bienenstaat die Königin zweierlei Eier ablegt, solche, die sie mit mehreren Spermien aus ihrem Rezeptakulum seminis beschickt hatte, und solche, die unbesamt sind, und daß die ersteren die künftigen Arbeiterinnen und Königinnen erzeugen, letztere aber die Männchen (Drohnen), ist heute zu einer Tatsache geworden. Beide Eisorten stehen, wenn sie soeben abgelegt wurden, schon auf dem Stadium der ersten Reifeteilung, nur finden sich oder fehlen im vorderen Pole die 3—7 Spermien, die zunächst noch Kopf und Schwanz deutlich erkennen lassen. Unabhängig von ihnen läuft nun der Eireifungsprozeß in beiden Eiern ganz in der gleichen Weise ab (Fig. 115). Die erste Reifeteilung wurde, wie wir schon einmal berichteten, völlig intranukleär angelegt, auch die Chromosomen schon bei geschlossener Kernmembran geteilt. Eine Polstrahlung fehlt, wie meist bei Insektenreifeteilungen, gänzlich. Die Kernmembran zerreißt erst in der Telophase. Ruhekerne werden nicht gebildet, die Chromosomen des ersten Richtungskörpers, der ohne Zellgrenzenbildung im Eiplasma liegen bleibt, und die der Ovocyte 2. Ordnung gehen sofort neue Teilungen ein, die zu drei Richtungskörpern und einem Vorkerne führen. Die beiden inneren Richtungschromosomengruppen nähern sich einander und verschmelzen. Ein geschlossener Kern wird jedoch nicht gebildet, obwohl dies bei anderen Hymenopteren häufig ist, der Chromosomenhaufen macht mehrfache degenerative Teilungsversuche und geht während der Blastodermbildung zugrunde. Der Vorkern aber verschmilzt im weibchenerzeugenden Ei mit dem inzwischen entfalteten männlichen Vorkern, im unbesamten beginnt er nach einer Wanderung quer durch das Ei sich selbständig zu teilen. Da alle Eier im Königinnenovar die normalen Vorstadien der Chromosomenkonjugation durchmachten, kommen in beiden Eisorten Tetraden in die Reifeteilung und wird in beiden die Zahl reduziert. Die Drohnen entwickeln sich also nur mit der halben Chromosomenzahl, oder besser mit einem einzigen Sortiment. Die Verhältnisse sind aber leider gerade bei diesem unter den Hymenopteren best

bekannten Objekt noch besonders kompliziert. Die Normalzahl der Honigbiene ist nach den neuesten Untersuchungen 32, die reduzierte Zahl demnach 16. In der ersten Reifeteilung sind aber nur acht Elemente zu zählen; es tritt also wohl eine Koppelung zu Sammelchromosomen

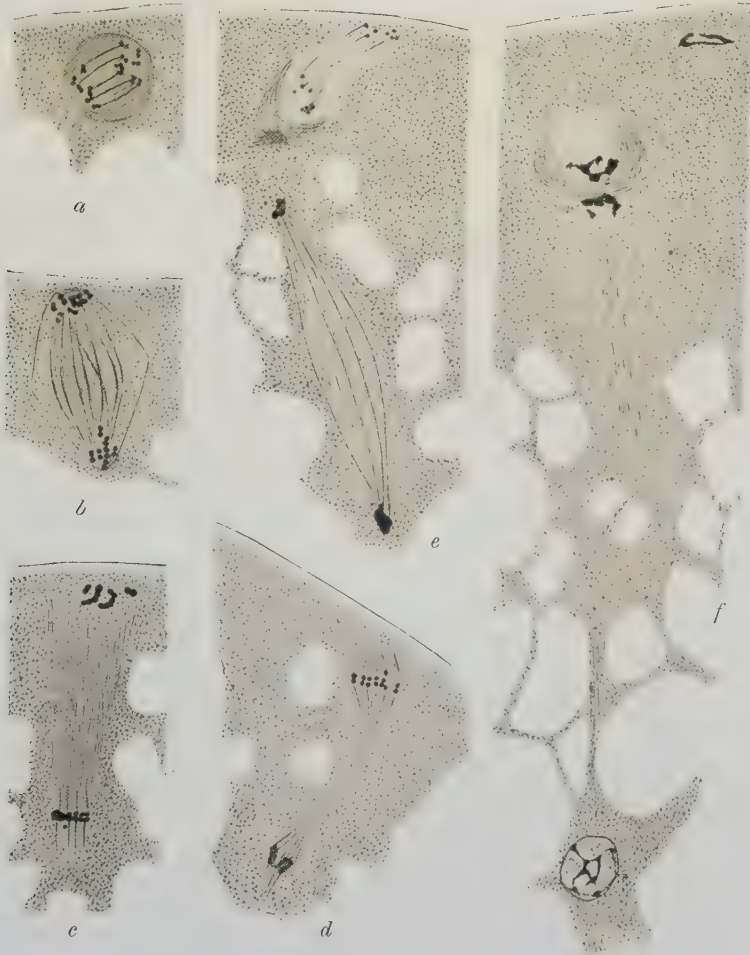


Fig. 115. Reifeteilungen des Bieneieies. Die Bilder stammen mit Ausnahme von *a* aus Drohnenzellen. Nach Nachtsheim.

ein, wie sie uns später nochmals bei *Ascaris* begegnen wird (Kap. 20). Nach der Reifung aber zerfallen sie wieder im befruchteten und unbefruchteten Ei in ihre Einheiten, so daß die Arbeiterinnen 32, die Drohnen 16 Chromosomen führen. Durch frühzeitige erneute Bindung in den Ovogonien wird diese Differenz dann aufs neue undeutlich.

Von besonderem Interesse ist noch die Frage nach der Entstehung der Teilungsorganelle in den unbefruchteten Eiern. Sie sind natürlich mütterlicher Herkunft. Bei der Biene besitzt die erste Furchung befruchteter und unbefruchteter Eier in gleicher Weise Zentriole. Auf dem Boden der Theorie von der Bedeutung des Spermazentriols stehend, muß man sich vorstellen, daß der Eikern unter physiologischen Sonderbedingungen die sonst latent bleibende Fähigkeit der erneuten Zentrenbildung in Kraft treten läßt. In anderen Fällen setzt diese Bildung erst in späteren Stadien ein, so im unbefruchteten Ameisenei im Blastoderm. Bei Ostrakoden dagegen ist es das Zentrum der Ovocyte 1. Ordnung, das, wie wir sehen werden, die Furchung übernimmt.

Daß wir berechtigt sind, von einem nach dem Vorbild der Biene verlaufenden Hymenopterentypus der Männchenerzeugung zu sprechen, geht aus den ganz gleichlautenden Beobachtungen an Ameisen, an Blattwespen, Gallwespen und Chalcididen hervor. Überall schnürt das unbefruchtet sich entwickelnde Ei zwei die Zahl reduzierende Richtungskörper ab, wenn Männchen daraus entstehen. Die Weibchen entwickeln sich entweder aus befruchteten Eiern (Bienen, Wespen, Ameisen¹, wahrscheinlich auch Chalcididen) oder ebenfalls auf parthenogenetischem Wege (Blattwespen, Gallwespen), ohne daß jedoch dann eine Reduktion eintritt.

Der Weg, diese zu verhindern, ist ein doppelter. Einmal können trotzdem zwei Richtungskörper gebildet werden. Von *Rhodites rosae*, der Gallwespe, die auf den Rosen jene merkwürdigen moosartigen großen Gallen (Schlafäpfel) verursacht, sind Männchen nur äußerst selten und scheinen keinerlei Rolle mehr zu spielen. Die Weibchen besitzen 12 Chromosomen, die gleiche Zahl findet sich im Ovocytenkern und in beiden Richtungskörpern. Um dies zu ermöglichen, muß natürlich eine Pseudoreduktion vor der Reifeteilung ausfallen oder, wenn sie eintritt, wieder rückgängig gemacht werden. Tatsächlich suchen wir bei vielen Tieren, die im parthenogenetischen Ei die Normalzahl aufrechterhalten, und auch bei *Rhodites* vergeblich nach den typischen Tetradenfiguren oder Bukettstadien.

1) Die Angaben, die aus unbefruchteten Arbeiterinneneiern gelegentlich auch Weibchen entstehen lassen, sind sehr unsicher, da die gelegentliche Befruchtung einer solchen bei der großen Variabilität der Rückbildung ihres Geschlechtsapparates wohl möglich erscheint. In einwandfreien Zuchten erschienen nur Männchen.

Die beiden Reifeteilungen aber werden durch diesen Verlust zu einer rudimentären, ebenfalls überflüssigen Einrichtung. Es darf uns deshalb nicht wundern, wenn sich auch an diesen Rückbildungstendenzen bemerkbar machen. Unter den Hymenopteren ist dies bis jetzt nur von *Neuroterus* bekannt. Die Blattwespen, bei denen die Parthenogenese einen außerordentlichen Umfang angenommen hat, schnüren in den parthenogenetisch Weibchen erzeugenden Generationen noch beide Richtungskörper ab, bei der Gallwespe *Neuroterus lenticularis* aber kommt es zur völligen Unterdrückung des Reifungsprozesses. Befruchtungsbedürftige Sommergenerationen und parthenogenetisch sich entwickelnde Frühjahrs generationen wechseln regelmäßig ab. Bei ersteren werden, wie normal, zwei Reifeteilungen ausgeführt, bei letzteren, die nur aus Weibchen (dieser befruchteten Winterer) bestehen, kommen aber zwei Typen vor. Eier, die parthenogenetisch Männchen entwickeln werden, schnüren beide Richtungskörper ab, wie bei der Biene oder Ameise, Eier, die parthenogenetisch Weibchen erzeugen sollen, schnüren keinen ab. Der Kern mit der Normalzahl 20 tritt zwar an die Eioberfläche und gelangt bis zu einem Prophasenstadium, sinkt aber hierauf wieder nach innen und geht parallel zur Eioberfläche in die erste Furchungsspindel über.

Es kann sich also ein Hymenopterenei parthenogenetisch zu einem Weibchen entwickeln als Ovocyte 1. Ordnung und als Reifei, ohne dabei des doppelten Chromosomensortimentes verlustig zu gehen, bei den meisten anderen Insekten, wie wir sehen werden, auch als Ovocyte 2. Ordnung. Die Rückbildung einer überflüssigen Einrichtung ist eben, wie wir es schon öfter im Zellgeschehen angetroffen haben (z. B. an den Nährzellen bezüglich ihrer Geschlechtszellerinnerungen) und in ganz identischer Weise bei den apyrenen Spermien erleben werden, auf verschiedenen, ihren Weg bezeichnenden Stufen stehen geblieben. Die gleichen Entwicklungsmöglichkeiten werden wir übrigens bei der künstlich erzielten Parthenogenese wieder finden.

Es ersteht uns nun noch die Aufgabe, die übrigen der Parthenogenese befähigten Insekten, die Krustazeen und Würmer hinsichtlich ihrer Eireifung zu vergleichen. Hier können wir zusammenfassend sagen, daß die Abschnürung eines einzigen Richtungskörpers und Unterdrückung der Zahlenreduktion die Regel ist und hierin das männliche Geschlecht keine Ausnahme macht. Unter den Insekten spielt außer bei den Hymenopteren die Parthenogenese bei weitem die größte Rolle unter den Aphiden und Cocciden, bei denen

ein manchmal durch Wechsel der Wirtspflanze und durch morphologische Verschiedenheiten äußerst komplizierter Generationswechsel zwischen zahlreichen parthenogenetischen und viviparen Sommergenerationen und einer einzigen doppelgeschlechtlichen Herbstgeneration



Fig. 116. Parthenogenetisch sich entwickelnde Eier einer Aphide mit ihren Nährzeleinrichtungen.
Nach von Baehr.

vorliegt, deren Weibchen ovipar und der Befruchtung unter allen Umständen bedürftig sind. Tetradenfiguren und deren Vorstadien vermißt man in diesen Sommerovarien; die Nähreinrichtungen sind, wie wir schon früher sahen (Kap. 9), jedoch im Prinzip die gleichen geblieben.

Die viviparen Aphiden aber sind durchweg stärker von ihrem oviparen Zustand abgewichen, als dies bei den Cocciden der Fall ist. Bei letzteren macht das Ei eine in beiden Fällen gleichgroße Wachstumsperiode durch, das parthenogenetisch sich entwickelnde Ei speichert die gleichen stattlichen Reservemassen. Die Nährzelleinrichtung ist ganz die gleiche. Bei den Blattläusen aber wird die einzige Reife-

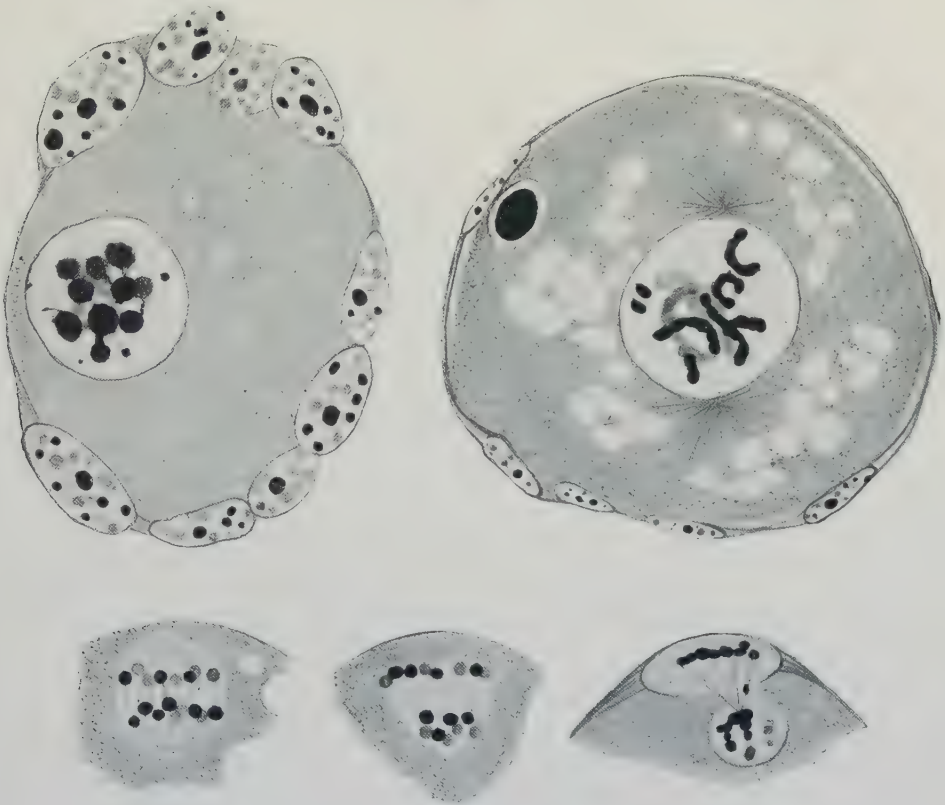


Fig. 117. Eireifung eines parthenogenetisch sich entwickelnden Aphideneies.
Nach von Bähr.

teilung in ein viel jüngeres Ei verlegt, das sehr dotterarm ist und dessen Nährzellkrone viel schwächer entwickelt ist (Fig. 116; vgl. Fig. 77). Das ist dadurch zu erklären, daß hier der mütterliche Körper den ihm noch mächtig heranwachsenden Embryo unmittelbar ernährt, dort erst das Ei die Größe des zu gebärenden Tieres erreicht und dessen Entwicklung selbst bestreitet. Interessant ist nun, daß die Rückbildung des Reduktionsprozesses bei den Aphiden und Cocciden

ganz auf gleicher Stufe steht, obwohl man im übrigen die Parthenogenese der ersteren als die bedeutend vollkommener ansehen muß. Wir konstatieren in den jungen und alten Ovocyten die z. B. bei der häufigen *Aphis rosae* 12 betragende Normalzahl gedrungener sich nicht sekundär lockernder Chromosomen, die durch die einzige Teilung äquationell geteilt werden. Die Mitose ist vom karyogenen Typus ohne Zentren und Strahlung; letztere tritt jedoch schon bei dem

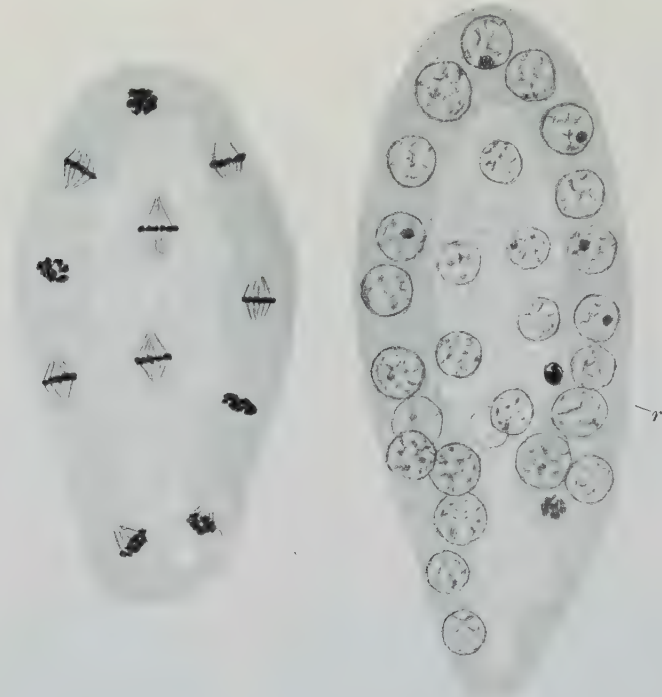


Fig. 118. Blastodermbildung eines parthenogenetisch sich entwickelnden Aphideneies (*Aphis sambuci*). *r* = Richtungskörper. Nach Buchner.

nach Ablauf der Teilung ins Eiinnere gesunkenen Kern an beiden Polen auf (Fig. 117). Die daran anschließenden Furchungsstadien lassen den einen Richtungskörper noch lange erkennen. Erst auf späteren Blastodermstadien, auf denen er ins Innere verlagert ist, scheint er resorbiert zu werden (Fig. 118).

Unter den Dipteren schnüren auch die Eier der pädogenetischen Miastorlarven nur einen Richtungskörper ab. Aus anderen Gründen werden wir noch auf sie zurückkommen (Kap. 20). Die Parthenogenese mancher Chironomiden harrt noch der Untersuchung.

Bei anderen Insekten aber hat man wiederum zwei Richtungskörper zu konstatieren, so bei dem *Bacillus rossii*, der Stabheuschrecke (Phasmiden). Die Verhältnisse liegen hier wie bei *Rhodites*, jahrelange Zuchten liefern stets nur Weibchen. Es unterbleibt also wohl sicherlich hierbei die Reduktion.

Auch gelegentlich parthenogenetisch sich entwickelnde Schmetterlinge, wie *Bombyx mori* und *Liparis dispar*, sollen zwei Richtungskörper abschnüren, liefern aber anscheinend Männchen und Weibchen. Sie bedürfen erneuter Untersuchung; besonders gilt dies auch von der Eireifung der Psychiden, bei denen normalerweise die Parthenogenese eine große Rolle spielt.

Bei den Krustazeen herrschen wiederum allgemein Verhältnisse wie bei den Aphiden. Auch hier handelt es sich, im Gegensatz zu der Männchen erzeugenden fakultativen Parthenogenese der Hymenopteren, wie bei den übrigen Insekten um eine obligatorische Einrichtung. Auf mehrere parthenogenetische, aus Sommereiern erzeugte Weibchengenerationen folgen auf gleiche Weise entstandene Männchen und Weibchen, welch letztere befruchtungsbedürftige Dauereier legen. Bei *Artemia* und bei manchen Ostrakoden aber ist die Männchenbildung, ähnlich vielen Hymenopteren, stellenweise ganz verdrängt worden. Eingehend untersucht wurden Daphniden, Ostrakoden und *Artemia salina*. Überall zeigt sich, daß nur ein einziger Richtungskörper ausgestoßen wird, wenn ein Sommeri vorliegt. Nur bei *Artemia* konnte man gelegentlich abnorme Verhältnisse beobachten, indem es zur Abschnürung eines zweiten Richtungskörper kam und dieser eventuell wieder mit dem Eikern verschmolz, dessen Chromatinbestand so erhöht wurde. *Artemia salina* ist auch sonst in mehrfacher Hinsicht besonders interessant. Die Tiere vermehren sich in Capodistria und in Odessa ausschließlich parthenogenetisch, in Cagliari (Sardinien) und im Utasee (Amerika) sind sie stets befruchtungsbedürftig. Der Vergleich lehrt, daß, wie zu erwarten, in letzteren zwei Richtungsspindeln und echte Tetraden zu finden sind. Merkwürdigerweise besitzt aber diese Form stets 42 Chromosomen und folgerichtig 21 Tetraden, die parthenogenetische im Soma und in der Reifeteilung 84. Wir haben es also mit einer ähnlichen Erscheinung wie bei *Ascaris megalocephala univalens* und *bivalens* zu tun.

Der Vergleich mit den Chromatinverhältnissen des befruchtungsbedürftigen, ganz nahestehenden *Branchipus* (die *Artemia* von Cagliari ist daraufhin nicht untersucht) ergab, daß die bei diesem vorhandene Synapsis (einseitige Ballung) fehlt, daß aber in beiden, wenn auch

verschieden früh, längsgespaltene Fäden auftreten. Entweder sind diese Zustände nicht homolog, sondern es liegt bei *Artemia* ein Längsspalt, bei *Branchipus* eine Konjugantengrenze vor, oder bei letzterem besteht eine Medadese der Chromosomen.

In dem Sinne sprechen auch klare Längsspaltbilder ohne Verringerung der Chromosomenzahl bei *Daphnia* und *Cladoceren*, die

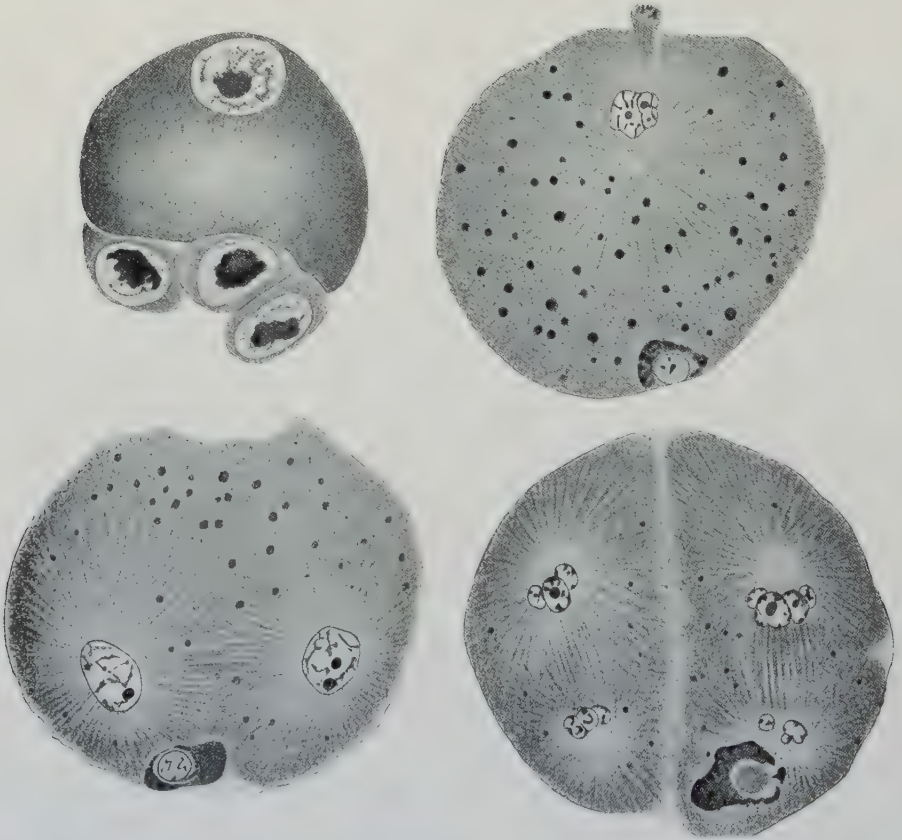


Fig. 119. Eireifung und Keimbahnbestimmung bei *Polyphemus*. Nach Kühn.

sonst jederzeit für Belege einer Paradesse angesehen würden, und das schon erwähnte Ausbleiben von Tetradenbildungsstadien bei *Rhodites* oder *Aphis* harmoniert mit diesen Befunden recht schön. Untersuchungen an Ostrakoden (*Cypris*), die sich jahrelang ohne Männchen fortpflanzen können, fügen sich weniger gut an. Hier gleichen die Chromosomengeschehnisse sehr denen in befruchtungsbedürftigen Tieren. Aber diese und alle oben berührten Objekte sind leider für solche

Fragen sehr ungünstige, so daß die hier ermöglichte, an sich der Lösung des Konjugationsproblems so sehr günstige vergleichende Fragestellung noch zu keinen entscheidenden Erfolgen geführt hat.

Alle Reifungsspindeln der Krustazeen sind zentrenlose Tonnenfiguren. Während gewöhnlich nach ihrem Ablauf im unbefruchteten Ei eine Strahlung neu entsteht, die ganz der am Spermakern auftretenden gleicht, nehmen die Ostrakoden eine Sonderstellung ein. (Fig. 120). Hier treten interessanterweise am Ovocytenkern, wenn er die Tetraden kondensierte, zwei Sphären auf, die sich, wenn er die

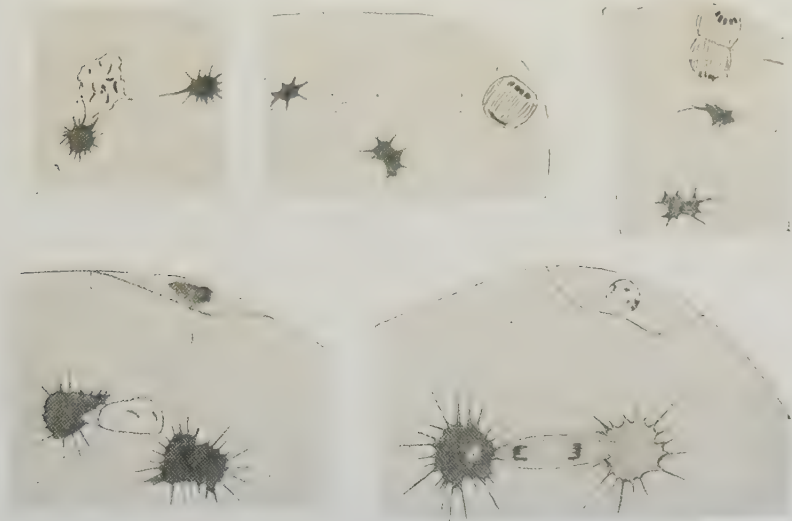


Fig. 120. Eireifung eines parthenogenetisch sich entwickelnden Ostrakodeneies (Cypris). Nach Müller-Calé.

Reifespindel ausbildet, aber schon von ihm gelöst haben und im Plasma untätig warten, bis diese — tonnenförmig, wie gewöhnlich — den einzigen Richtungskörper gebildet hat. Erst an den zurücksinkenden Eikern legen sie sich wieder an zwei Polen an und gehen so in die Furchungsteilungen ein.

Wir wissen nicht, wie sich die parthenogenetisch männchen-erzeugenden Eier bei den Cladoceren und Ostrakoden bezüglich der Zahl ihrer Reifeteilungen verhalten, ob gemäß dem Typus der Aphiden aus Eiern, die ebenfalls einen Richtungskörper gebildet haben, oder der Hymenopteren, d. h. mit halber Chromosomenzahl.

Für die Rotatorien, die allerdings sehr mangelhaft bekannt sind, gilt letzteres. Hier vermehren sich wiederum Weibchen viele Gene-

rationen hindurch parthenogenetisch und schnüren hierbei nur einen Richtungskörper ab, in dem keine Tetraden erscheinen. Daneben treten Weibchen auf, welche Eier besitzen, die beide ausstoßen, deutliche Tetraden führen und aus denen ebenfalls parthenogenetisch Männchen werden. Solche Tiere produzieren schließlich auch Dauereier, die ebenso gereift, befruchtungsbedürftig und nur weibchen-erzeugend sind. Die genaueren zellulären Vorgänge sind aber noch zu erforschen.

Das gleiche gilt fast durchweg für den interessanten Generationswechsel der Dicyemiden und Trematoden. Bei letzteren treten in den sich später zu Sporocysten auswachsenden Larven, den Miracidien, bereits Eier auf, die nach einer einzigen Reifeteilung sich zu den Redien entwickeln. Diese erzeugen, wohl sicher auch aus ebenso gereiften Eiern, entweder wieder Redien oder die zum definitiven hermaphroditen Wurm, der befruchtungsbedürftige Eier erzeugt, heranwachsenden Cerkarien.

Es wird also auch hier wieder die Regel bestätigt, daß obligatorisch parthenogenetische Eier meist nur einen Richtungskörper ausstoßen, ohne eine Reduktion der Chromosomenzahl eintreten zu lassen. Überblicken wir, was wir über die Cytologie der Parthenogenese augenblicklich wissen, so zeigt sich, daß wir zwar bereits manchen interessanten Aufschluß bekommen haben, daß aber noch viele unklare Punkte der Erforschung bedürfen, bevor eine wohl abgerundete Darstellung des ganzen Gebietes möglich ist. Besondere Aufmerksamkeit verdient dieses ja auch ob der Beziehungen, die sich zum Geschlechtsbestimmungsproblem bieten; wir haben Weibchen ohne Befruchtung zeitweise nur Weibchen, plötzlich beide Geschlechter oder hermaphrodite Tiere erzeugen sehen. Umgekehrt können befruchtete Eier zu gegebenen Zeiten beide Geschlechter oder nur eines, das weibliche, ergeben; oder aber bei den Hymenopteren Weibchen stets aus befruchteten, Männchen aus unbefruchteten entstehen. Wir werden daher von anderen Gesichtspunkten aus nochmals im Kap. 16 auf einen Teil der hier behandelten Fälle zurückkommen müssen.

MATERIAL UND TECHNIK

Aphiden und Cocciden.

Die im vorstehenden Kapitel berichteten Tatsachen lassen sich, zumal vom Anfänger, zum größten Teil nicht ohne große Schwierigkeiten beobachten. Das Eimaterial in seinen richtigen Stadien zu

erhalten, bedarf mühevoller und sorgfältiger Kulturen; wir müssen uns daher hier begnügen, nur einen einzigen Fall aus eigener Anschauung kennen zu lernen, die Abschnürung eines Richtungskörpers und die daran anschließende Entwicklung bei den parthenogenetischen Phytophthiren. Vor allem sind hierzu die Aphiden ein sehr günstiges Material. Wir zerlegen, wie schon zum Studium der Nährzeleinrichtung (vgl. S. 150), noch ungeborene Embryonen, in größerer Anzahl zu einem Häufchen vereinigt, in Schnitte und färben mit Eisenhämatoxylin. In solchen Präparaten wird man viele Reifespindeln und die ersten Furchungsschritte sehr leicht auffinden. Bei der Durchmusterung der Blastodermstadien werden wir auch nicht selten den einzigen Richtungskörper, der sich nicht mehr teilt, nach innen verlagert, konstatieren können.

Zum Vergleich können wir einen Vertreter der häufigen viviparen Cocciden heranziehen. Hier sind jedoch ganze Muttertiere zu schneiden, denn eine Enkelgeneration wird in ihnen nicht mehr gebildet. In Frage kommen vor allem die *Lecanium*- und *Aspidiotus*-Arten.

Literatur

- Artom, Ces.** *Analisi comparativa della sostanza cromatica nelle mitosi di maturazione e nelle prime mitosi di segmentazione dell'uovo dell'Artemia sessuata di Cagliari (univalens) e dell'uovo dell'Artemia partenogenetica di Capodistria (bivalens).* Arch. Zellforsch. Bd. 7. 1912.
- Baehr, W. B. von.** *Die Oogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti, mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 3. 1909.
- — *Über die Zahl der Richtungskörper in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Bacillus rosii.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 24. 1907.
- Brauer, Aug.** *Zur Kenntnis der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina.* Arch. mikr. Anat. Bd. 43. 1894.
- Cary, L. R.** *The life history of Diplodiscus temporatus Stafford. With especial reference to the development of the parthenogenetic egg. (Trematoden).* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 28. 1909.
- Doncaster, L.** *On the maturation of the unfertilized egg and the fate of the polar bodies in the Tenthredinidae.* Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 49. 1906.
- — *Gametogenesis of the Gallfly, Neuroterus lenticularis. Parts I u. II.* Proc. Roy. Soc. B. Vol. 82 u. 83. 1910, 1911.
- Fries, W.** *Die Entwicklung der Chromosomen im Ei von Branchipus Grub. und der parthenogenetischen Generation von Artemia salina.* Arch. Zellforsch. Bd. 4. 1909.
- Hertwig, R.** *Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen.* Biol. Zentralblatt. Bd. 32. 1912.

- Kühn, A.** *Die Entwicklung der Keimzellen in den parthenogenetischen Generationen der Cladoceren, Daphnia pulex de Geer.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 1. 1908.
- Müller-Calé, K.** *Über die Entwicklung von Cypris incongruens.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 36. 1913.
- Nachtsheim, H.** *Cytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Apis mellifica L.).* Arch. f. Zellforsch. Bd. 11. 1913.
- Schleip, W.** *Vergleichende Untersuchung der Eireifung bei parthenogenetischen und geschlechtlich sich fortpflanzenden Ostrakoden.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 2. 1908.
- — *Die Richtungskörperbildung im Ei von Formica sanguinea.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 26. 1908.
- — *Die Reifung des Eies von Rhodites rosae L. und einige allgemeine Bemerkungen über die Chromosomen bei parthenogenetischer Fortpflanzung.* Zool. Anz. Bd. 35. 1909.
- — *Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich.* Ergebn. u. Fortschr. Zool. Bd. 3. 1912.
-

14. Kapitel

Die Samenreifung der parthenogenetisch erzeugten Hymenopteren

Wir haben im vorangehenden Kapitel erfahren, daß ganz allgemein die Männchen der Bienen, Wespen, Ameisen, Blattwespen usw. aus unbefruchteten Eiern entstehen, deren Chromosomenzahl einer zweimaligen Reifeteilung zur Folge nur die Hälfte der normalen beträgt. Nach allem, was wir von Konstanz der Zahl und Reduktionsteilungen wissen, erfordert diese Tatsache im Laufe der männlichen Keimbahn irgendeine Regulation, die verhindert, daß durch die üblichen Spermatocyteilungen die Zahl nicht aufs neue halbiert wird; das Gesetz von der alleinigen Konjugationsfähigkeit je eines homologen Chromosoms aus dem väterlichen und mütterlichen Sortiment muß hier ausschließen, daß es zur Bildung von Tetraden kommt, da ja ein Chromosomenbestand vorliegt, der nur einem Sortiment entspricht.

Wir müssen daher hier ebenso wie bei Eiern, die trotz Reifeteilung ihre Chromosomenzahl nicht verringern, fordern, daß die Stadien, die wir mit dem Mechanismus der Konjugation zusammenbringen, nicht zu finden sind. Und dies ist in viel eindeutigerer Weise als bei jenen tatsächlich der Fall. Bukettstadien oder typische Tetraden fehlen in diesen Hoden stets. Wohl wachsen die Zellen nach der letzten Vermehrungsteilung relativ stark heran, aber immer sind im Kern nur unregelmäßige Chromatingerüste zu treffen und wenn sich diese zu Chromosomen kondensieren, treten keinerlei Tetradenfiguren, wie Kreuze oder Ringe auf. Man könnte nun vermuten, daß unter solchen Umständen sich einfach zwei normale Äquationsteilungen anschließen, die vier Spermien mit je der reduzierten Zahl liefern oder daß gar die beiden Teilungen wegfallen. Merkwürdigerweise ist dem jedoch nicht so. Es kommt vielmehr zu Teilungshemmungen der Art, daß bei der Biene die erste Teilung eine leere Plasmaknospe, die zweite einen nackten degenerierenden Kern abschnürt, bei der Wespe oder Ameise aber die erste Teilung ebenso verläuft, die zweite sich aber insofern dem Normalverlauf nähert, als zwei gleichwertige Tochterzellen daraus hervorgehen. Wir könnten

dies vielleicht so deuten, daß eben der Ablauf dieser Teilungen doch noch enger mit den Bedingungen der Reduktion, wenn auch vielleicht nicht funktionell, sondern nur rein mnemisch, verkettet ist, und deshalb ganz ähnlich wie bei der Eireifung ohne Reduktion der Chromosomen wechselnd starke Rückbildungen eintreten. Bei Behandlung der geschlechtsbestimmenden Chromosomen wird sich aber noch eine zweite Möglichkeit der Erklärung bieten, bei deren Annahme die Unterdrückung der Teilungen in keinem Zusammenhang mit dem vorangegangenen Ausfall der Konjugation stehen würde.

Wir wollen uns nun die interessanten Details bei der Biene etwas eingehender ansehen (Fig. 121). Die Spermatogonien liegen kegelförmig der Wand der Spermatocysten an und sind in der Mitte derselben durch einen gemeinsamen Spindelrestkörper vereinigt. Erst zu Beginn der Wachstumsperiode runden sich die jungen Spermatocyten ab, ihr Kerngerüst tritt stärker färbbar hervor, auch die ringförmigen Zwischenkörperchen, die von den Vermehrungsteilungen stammten, aber ob ihrer Kleinheit bisher nicht zu beobachten waren, wachsen heran, ganz, wie sich diese Ringe bei dem Wachsen der Einährzellen bedeutend vergrößern (vgl. Kap. 9), und die Zentriole, die ebenfalls in den ruhenden Spermatogonien sich nicht nachweisen ließen, lassen sich nun unmittelbar an der Zellperipherie — ein Paar bildend — erkennen. Die Follikelzellen aber strecken lange sich etwas verzweigende Fortsätze zwischen die Spermatocyten, die besonders mitochondrienreich sind.

An den Zentriolen spielen sich die nächsten teilungsvorbereitenden Vorgänge ab; sie veranlassen zunächst die Bildung feiner, meist auf kurzen Fädchen sitzender Bläschen, die sich in der Folge ziemlich vergrößern können. Wir dürfen darin wohl den Versuch einer Geißelbildung erkennen, die ja auch in den Spermatocyten anderer Insekten vorkommt. Dies und ihre Größe unterscheidet sie von Nebenzentriolen, die in ihrer Nachbarschaft entstehen und die nur gelegentlich solche Auswüchse tragen. Sie stammen wohl durch Teilung von den Hauptzentriolen ab, und eine Ansicht, die sie als Körnchen ganz heterogener Natur ansieht, darf als verfehlt betrachtet werden. Sie zerstreuen sich auf der ganzen Zelloberfläche, und auch die beiden Hauptzentriole rücken allmählich auseinander, wobei sie das Plasma kegelförmig vortreiben und ein Strahlenbündel tief in die Zelle senden. Die nun folgende ungleiche Plasmateilung macht sich dabei zuerst bemerkbar, indem der eine Kegel sehr lang und spitz wird, der andere aber immer stumpfer und endlich ganz in die Zelle einbezogen

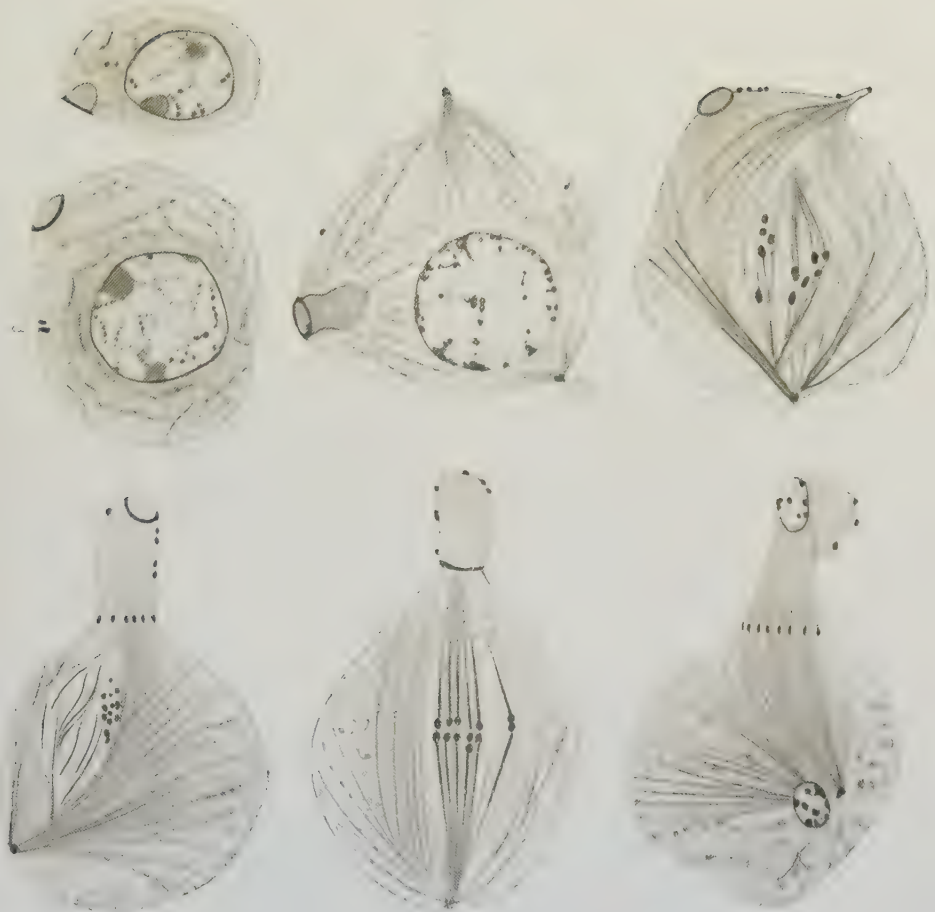


Fig. 121. Reifeteilungen im Drohnenhoden.
Nach Meves.

wird. Die anhaftenden Bläschen schwinden zu dieser Zeit.

Im Kern kondensieren sich jetzt die Chromosomen zu kleinen Doppelkügeln, das Liniengerüst bildet eine schlanke, den Kern entsprechend formende Zentralspindel aus, die sich zwischen die beiden, schon lange einander gegenüberliegenden halbseitigen Polstrahlungen einstellt. In ihr ordnen sich die Chromosomen, ohne daß die Membran jedoch aufgelöst wird, zu einer Äquatorialplatte an. In diesem Zu-

stand aber bleibt nun der Kern wie gelähmt stehen, während die Abschnürung eines Plasmateiles dort, wo der Zelle der spitze Kegel aufsaß, durchgeführt wird. Alle sekundären Zentriole, die oft zu zwei oder drei im Plasma liegenden ringförmigen Zwischenkörperchen, der noch vorhandene Spindelrestkörper werden dorthin verlagert und gelangen als offenbar völlig überflüssige Bildungen mit in die Knospe. Diese wird gedrungener, zylindrisch und schnürt sich dann gegen den kernhaltigen Teil der Zelle mittels eines neuen Zwischenkörpers ab, der durch den Zusammenfluß chromatischer Verdichtungen der Polfasern, die in die Knospe ziehen, in der Trennungsebene entsteht. Da seine Genese also die auch sonst anzutreffende ist, lehrt uns der Fall deutlich, daß eine vorangegangene Chromosomenteilung hierzu unnötig ist und mithin keinerlei von ihnen abgestreifte Reste in den Ring eingehen müssen.

Diese Knospen können sich zu Strängen vereinen, die eine größere Anzahl Spermatocyten zu Zellgruppen verbinden.

Die Chromosomen gehen nun nicht unmittelbar in die zweite Teilung über, sondern eine Anzahl Details läßt auf eine teilweise, wenn auch rasch vorübergehende Rückbildung der Teilungsvorbereitung schließen. Das Zentriol kann unbedeutende Wanderungen machen, die man mit solchen vergleichen kann, die oft am Ende einer Mitose statthaben; die Chromosomen geben die Anordnung in eine Äquatorialplatte auf und bilden eine sich lockernde Gruppe, die knospenwärts vorhandene Strahlung schwindet.

Bald aber setzt eine erneute Periode der Teilungsenergie ein. Die Chromosomen kondensieren sich wieder, rücken in die Kernmitte und werden von einer Halbspindel erfaßt, die von der Zentriolseite her im Kern wieder auftritt. Wenn die Kernmembran sich nun löst, vereinigt sich dieser Zentralspindelpol mit dem der wandständigen Polstrahlung. Der ergänzende Teil der Spindel auf der Knospenseite aber bildet sich merkwürdigerweise von dem Zwischenkörper wie von einem Zentriol ausgehend, so daß die Mitose jetzt die ganze Zelle durchzieht. Nun teilen sich die Chromosomen definitiv und wandern zum Ring bez. Zentriol. Beide Gruppen rekonstruieren kleine Kerne, die sich in gleicher Weise vergrößern, obwohl in allen anderen Teilen die beiden Produkte völlig verschiedene Wege einschlagen.

Ganz wie wir es bei der Richtungskörperbildung so sehr oft finden (vgl. Kap. 11), wird die Abschnürung einer kleinen Zelle von einer großen dadurch erreicht, daß die Spindel über die Zelloberfläche zur Hälfte oder fast zur Hälfte hinausgeschoben wird, so daß die

Stelle der Zwischenkörperbildung in diese fällt. Das Resultat ist auch hier ein zweiter, den Kern und wenig Plasma, vor allem solches der Zentralspindel enthaltender „Richtungskörper“, der nun neben dem kernlosen ersten zu liegen kommt.

Die beiden Richtungskörper verfallen der Degeneration, der einzige erhalten bleibende Kern wird zum Spermakopf. Die Histogenese des Samens verläuft normal.



Fig. 122. Reifeteilungen im Drohnenhoden. Die Mitochondrien nach Benda gefärbt. Nach Meves.

Mit wenig Worten sei das Verhalten der Mitochondrien nachgetragen; sie besitzen in den Spermatogonien Fadenform und umziehen allseitig den Kern (Fig. 122). Während des ersten Teilungsversuches gelangen sie allein in den Machtbereich der zu dieser Zeit ja sichtlich aktiveren knospenwärts gelegenen Strahlung. In die Knospe aber gelangen sie dabei doch nicht, sie konvergieren nur mehr oder weniger nach dieser Seite. Das stärkere Erwachen der Tätigkeit auf dem

anderen Pol ist auch an ihrem Verhalten abzulesen. Mit der Auflösung des Kerns geht eine Streckung der langen Fäden längs der Spindel Hand in Hand. Nur wenige Fäden reichen jedoch dann zur Zeit der Abschnürung in die zweite Knospe — wie das übrigens auch bei der ersten der Fall war —, das ganze Mitochondrienmaterial wird vielmehr zu einem typischen Nebenkern in der Spermatide konzentriert.

Die Frage nach der Chromosomenzahl ist bei dem Objekt, wie wir von der Reifeteilung des Eies her wissen, eine sehr komplizierte. In den Spermatocyten sind nun zum Teil 16, zum Teil 8 Chromosomen zu beobachten. Die letztere Zahl aber muß nach allem, was wir wissen, als Folge einer paarweisen Bindung je zweier Chromosomen innerhalb eines Sortimentes angesehen werden, denn als Normalzahl kennen wir 32 im weiblichen Geschlecht. Im Hoden ist also die Neigung zur Bindung eine sehr schwankende. Zählen wir demnach 8 Einheiten bei der ersten Reifeteilung im Ei, so gilt jede hiervon 4 Chromosomen, zählen wir 8 Einheiten in den Spermatocyten, so gilt jede 2 Chromosomen.

Als ganz analog können wir die Vorgänge im *Xylocopa*-Hoden und wahrscheinlich auch bei *Osmia* bezeichnen. Sonst aber hat man stets beobachten können, daß die zweite Teilung gleichgroße Spermatiden liefert (*Camponotus*; *Vespa crabro*, *germanica*, *maculata*; *Neuroterus*). Es teilt sich dann nach der Knospenbildung das zurückbleibende Zentriol, — der Ring funktioniert nicht wie bei der Biene —, die beiden Zentren wandern auseinander und die Mitose stellt sich in beliebiger Orientierung zur Knospe ein.

Es wäre denkbar, daß die Varianten durch das Studium anderer Formen noch bereichert würden. Ähnliche Erscheinungen müssen wir z. B. auch bei den parthenogenetisch entstandenen Rotatorienmännchen erwarten, vorausgesetzt, daß die Angaben über ihre Zurückführung auf regelrecht gereifte Eier richtig sind. Von besonderem Interesse wäre es ferner, die Samenbildung bei Tieren zu kennen, die künstlich mit halber Chromosomenzahl zur Parthenogenese gezwungen wurden (vgl. folgendes Kapitel), um zu sehen, ob, was das wahrscheinliche ist, eine solche Regulation auch spontan erworben werden kann. Jedenfalls bietet uns schon jetzt der Ausfall der Bukettstadien und der Tetraden und die Erscheinung der Richtungskörperbildung im Hoden wieder einen bemerkenswerten Einblick in die hohe Plastizität des cytologischen Geschehens, die bei solchen sekundär erworbenen Einrichtungen zum Ausdruck kommt.

MATERIAL UND TECHNIK

Drohnenhoden.

Man untersuche ausschließlich den Drohnenhoden, vergleiche höchstens den der Wespen. Denn Ameisen, solitäre Bienen, Gallwespen stellen sehr ungünstige Objekte dar. Das Material verschaffe man sich von einem Imker im Mai, Juni, Juli. Das drohnenbrütige Wabenstück soll einer längeren, mehrstündigen Abkühlung nicht ausgesetzt werden, da man in solchen Fällen pathologische Abänderungen des Teilungsmechanismus beobachtet hat.

Die entscheidenden Stadien finden sich nur in einer scharf umschriebenen Entwicklungsperiode vor. Die Larven besitzen lediglich Spermatogonien, erst die Puppen enthalten Spermatocyten. Die Teilungen finden in solchen statt, die schon einen großen Kopf, aber noch milchweiße Augen haben. Diese sind dann elf Tage alt. Wenn sich die Augen bräunen, was am nächsten Tag bereits der Fall ist, trifft man schon meist keine Teilungen, sondern Stadien der Spermiogenese an. Man schneide das Abdomen ab, schlitze es auf oder befördere einfach durch vorsichtiges Drücken die relativ großen Hoden mitsamt den übrigen Organen durch die Schnittöffnung heraus. Dies geschieht am besten gleich in der Fixierungsflüssigkeit; als solche bietet Hermannsches Gemisch oder das von Petrunkewitsch gute Resultate. Die Hoden der Larven schimmern durch die Haut hindurch. Man schneide, um sie zu erhalten, neben ihnen das Tier durch und drücke sie, wie bei der Puppe, in das Reagens. Färbung: Eisenhämatoxylin und Eosin.

Es empfiehlt sich, die Zellen auch lebend zu studieren, da so unschwer die Mitochondrien sich beobachten lassen. Sonst ist hierzu entweder Bendasche Fixation und Färbung anzuwenden, oder Flemmingsches Gemisch mit darauffolgender Eisenhämatoxylinfärbung, die hier bei sorgfältiger Differenzierung recht gute Bilder der Mitochondrien gibt. Die gleiche Farbe nach Hermannscher Fixation läßt die Mitochondrien auf Stadien, wo sie dicht gedrängt sind, homogen gelblich erscheinen.

Bei den Hornissen treten die Männchen erst im Spätsommer auf.

Literatur

- Armbruster, L. *Chromosomenverhältnisse bei der Spermatogenese solitärer Apiden (Osmia cornuta Latr.)*. Arch. f. Zellforsch. Bd. 11. 1913.
Doncaster, L. *Gametogenesis of the Gall-Fly, Neuroterus lenticularis. part I u. II*. Proceed. Roy. Soc. Vol. 82. u. 83. 1910; 1911.

- Granata, L.** *Le divisioni degli spermatoцитi di Xylocopa violacea L.* Biologica. Vol. 2. Torino, 1909.
- Lams, H.** *Les divisions des Spermatoцytes chez la Fourmi (Camponotus herculeanus L.).* Arch. f. Zellforschung. Bd. 1. 1908.
- Meves, Fr.** *Die Spermatoцyteilungen bei der Honigbiene (Apis mellifica L.) nebst Bemerkungen über Chromatinreduktion.* Arch. mikr. Anat. Bd. 70, 1907.
- — u. **Duesberg, J.** *Die Spermatoцyteilungen bei der Hornisse (Vespa crabro L.).* Ebenda. Bd. 71. 1908.
- Nachtsheim, H.** *Zytologische Studien über die Geschlechtsbestimmung bei der Honigbiene (Apis mellifica L.).* Arch. Zellforsch. Bd. 11. 1913.
-

15. Kapitel

Die Zytologie der künstlichen Parthenogenese

Es bedeutete die Erschließung eines der interessantesten Gebiete der experimentellen Zellenlehre, als es vor noch nicht zwanzig Jahren zum ersten Male gelang, Seeigeleier durch mehrstündige Behandlung mit Seewasser, in dem 0,1 Proz. Strychnin gelöst war, zur Einleitung einer Furchungsteilung zu veranlassen, ohne daß das Ei vorher be-samt worden wäre, also einen Vorgang künstlich zu erzeugen, den wir bisher nur von der physiologischen Parthenogenese kannten. Bald darauf glückte es, durch verbesserte Methoden einen noch viel weitgehenderen Ersatz für die entwicklungserregende Wirkung des Spermiums zu erreichen und normale Pluteuslarven aufzuziehen. Heute aber hat sich die Technik so weit ausgebildet, daß man metamorphosierte kleine Seeigel aus unbefruchteten Eiern gewinnen kann. Es hat sich bald gezeigt, daß die Mittel, die die Zellteilung veranlassen können, sehr verschiedener Natur und daß keineswegs allein die Echinodermen hierzu geeignet sind, wenn sie auch stets das klassische Material hierfür darstellen werden; Eier von Würmern, Mollusken, Amphibien, Fischen und Insekten lassen sich mehr oder minder leicht zur Entwicklung anregen.

Uns interessiert hier neben der Frage, was sich aus der Methodik auf die Funktionsweise des Spermiums schließen läßt, die zytologische Seite des Problems. Die Eier, die zur künstlichen Entwicklung gelangen, haben meist — wie das Seeigelei — ihre Reifeteilungen bereits vollendet, ihr Vorkern besitzt nur ein Chromosomensortiment, das Zytozentrum ist im Plasma degeneriert. Es erhebt die Frage, ob sich nun die Eier, wie bei fakultativer physiologischer Parthenogenese, mit der halben Chromosomenzahl entwickeln oder ob irgendwelche Regulationen sich einstellen, und weiterhin, woher das Teilungszentrum hierbei stammt. Man kann jedoch auch Eier anregen, bevor ihre Reifung, die dann im Wasser ablaufen muß, beendet ist, so daß hier die Möglichkeit besteht, daß diese noch rechtzeitig in eine andere Bahn geleitet wird, die die Erhaltung der Normalzahl ermöglicht und das Zentriol an der Degeneration verhindert.

Betrachten wir daher zunächst die Entwicklung unbefruchteter Seeigel- und Seesterneier. Die Methode bei beiden ist verschieden; bei ersteren hat sie einzusetzen mit der künstlichen Membranbildung. Wir wissen von dem Ablauf der normalen Befruchtung her, daß diese als Reaktion auf ein eingedrungenes Spermium unter Wasseraufnahme vom Ei abgehoben wird. Dies geschieht durch die Einwirkung einbasiger Fettsäuren, aber auch durch eine große Anzahl anderer Stoffe, wie Saponin, Solanin, Digitalin, Chloroform, Xylol, Seifenlösungen, kurz durch lauter Substanzen, die auf die Zelle zytolytisch wirken. Auch physikalische Mittel von solcher Fähigkeit, wie Erhöhung der Temperatur, heben die Membran ab. So ist denn auch die Folge des zu langen Verweilens oder der zu starken Lösung stets die Zytolyse des Eies. Man ist auf solchem Wege dazu gekommen, auch in der Membranbildung einen gemäßigten zytolytischen Prozeß zu sehen, der notwendig jeder Entwicklung vorausgeht. Geschieht weiter nichts mit den Eiern, so beginnen sie sich wohl zu furchen, aber, besonders bei höheren Temperaturen zerfallen sie rasch. Es gilt also noch die schädigenden Folgen der eingeleiteten Zytolyse zu tilgen, und dies geschieht durch ein vorübergehendes Verweilen der Eier in hypertonischem Seewasser. Wir werden am Schluß des Kapitels auf die Deutung dieser Dinge nochmals zurückkommen müssen.

Betrachten wir nun die zellulären Begleiterscheinungen, so sind diese bei einem Seeigelei äußerst einfache. Die Veränderungen nach der Fettsäure und in der hypertonischen Lösung sind nur sehr geringe. Der Nukleolus soll in ersterer seine Färbbarkeit verlieren und um den Kern eine helle Zone entstehen, die im hypertonischen Seewasser wieder schwindet. In normalem Wasser tritt sie wieder auf und gleichzeitig erscheint, dem Kern unmittelbar ansitzend, eine Strahlung, die sich in zwei teilt und deren Tochterzentren nun um den Kern herumrücken. Dieser löst sich auf, die reduzierten Chromosomen treten in die Äquatorialplatte und sind als solche auch in den Embryonen zu zählen. Die mitotische Figur ist hierbei eine ganz normale. Die Ansichten, daß diese Zentren völlig neu im Plasma entstehen, oder daß sie aus dem Kern entstammen, haben beide ihre Anhänger. Die Frage liegt im Grunde wie bei der Entstehung der Reifungszentren am Ende des Eiwachstums, währenddem die Zentriole ja vielfach ganz schwinden und am oder im Kern wieder auftauchen. Wir neigen daher auch hier dazu, dem Kern die Fähigkeit zuzuschreiben, neu auftretende Plasmastrahlung orientierende Zentren auszusenden, nachdem die der Reifeteilung degenerierten.

Daß es sich dabei wirklich um eine selbständige Leistung des Kernes handelt, dafür sprechen auch interessante Ergebnisse über die Spindelentstehung im Seeigeelei, das zwei Stunden in einer Nikotininlösung (1 Tropfen auf 100 ccm H_2O) gelegen hatte. Hier verläuft sie völlig anders (Fig. 123). Ganz wie wir es bei der Entstehung der Richtungsspindel der *Ascaris* lernten, wird der Kern zunächst vielpolig, die Teilspindeln konvergieren dann allmählich zu einer auf diese Weise rein

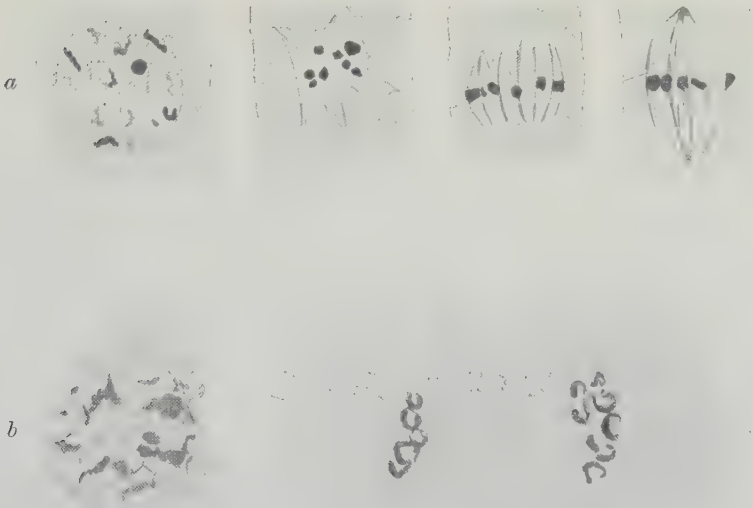


Fig. 123. Ausbildung der ersten Furchungsteilung *a* eines nach Nikotinbehandlung, *b* eines nach Magnesiumbehandlung parthenogenetisch sich entwickelnden Seeigeeleies. Nach Wassilieff.

nukleär entstandenen Spindel. Erst sekundär kann nun noch eine Polstrahlung ausgebildet werden. Nach Verweilen in Magnesiumlösungen jedoch entstehen sogleich kräftige plasmatische Polstrahlungen. Je nach dem chemischen Agens können wir also verschiedene Spindeltypen erzeugen, die auch bei der Eireifung und sonst einander ausschließend vorkommen, und es ist möglich, daß durch solche Eingriffe das Verständnis der verschiedenen Entstehungsursachen noch erschlossen werden kann.

Die Methode, die bei den Seesternen zu guten Resultaten führt, ist eine einfachere. Die eben die Anfangsstadien der ersten Reife-

teilung aufweisenden Eier kommen für etwa eine Stunde in Seewasser, das mit Kohlensäure gesättigt ist. Hierauf werden sie in normalem Seewasser ausgewaschen und belassen. Eine solche Vergiftung hemmt ganz allgemein die Teilungsfähigkeit der Zelle; auch in diesem Fall erfolgt eine völlige Rückbildung des achromatischen Apparates in dem Kohlensäurewasser. Die Reste des Kernretikulums, die wir beim normalen Verlauf rasch schwinden sahen, werden während eines einstündigen Verbleibs in diesem nicht verändert, die Resorption des Nukleolus schreitet, wenn auch sehr verlangsamt, fort, ohne in einer Stunde zu Ende

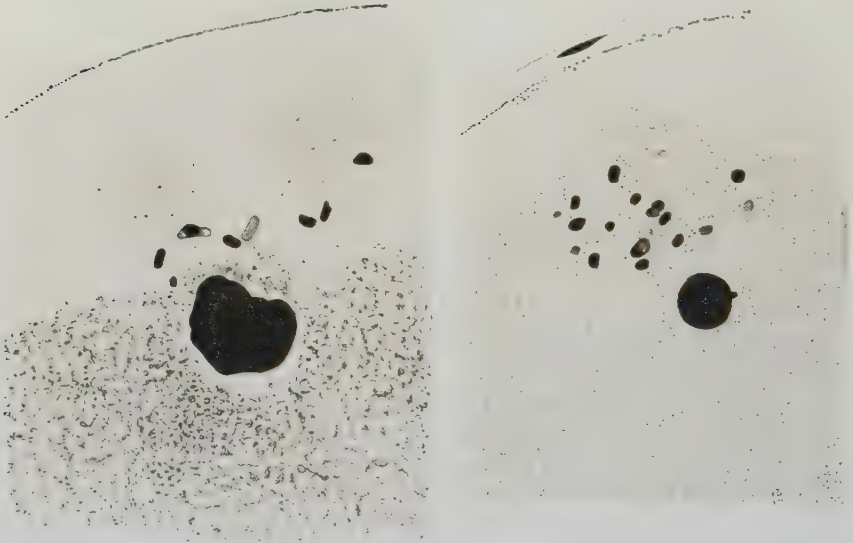


Fig. 124. Rückbildung der ersten Reifeteilung eines Seesterneies während der Kohlensäurebehandlung. Nach Buchner.

geführt zu sein. Die Chromosomen, die vielleicht schon Teilungsfiguren (Hantelform) angenommen hatten, werden zu abgerundeten Kugeln und Stäbchen (Fig. 124). Überträgt man nun die Eier in sauerstoffreiches Wasser, so setzt eine Regeneration der Strahlensysteme ein, die Chromosomen ordnen sich aufs neue in eine Äquatorialplatte, der Kernrest wird resorbiert, es erfolgt die senkrechte Einstellung zur Eioberfläche und die Durchführung der ersten Reifeteilung.

Auch die zweite Reifeteilung kommt hierauf zur Ausbildung, aber sie wird nicht normal durchgeführt. Wohl teilen sich die Chromosomen, aber die distale Tochterplatte schließt sich nicht zu einem zweiten Richtungskörper zusammen, auch tritt die Mitose nicht, wie gewöhnlich, hierzu über die Oberfläche heraus. Vielmehr werden

innerhalb des Eies zwei Kerne rekonstruiert, die nach dem Eizentrum zuwandern, um dort miteinander zu verschmelzen, wie zwei Vorkerne, jeder mit der halben Chromosomenzahl (18) (Fig. 125). Damit ist die normale Chromosomenzahl zwar wieder hergestellt, besteht aus zwei Sortimenten und wird durch die Furchung beibehalten, aber sie läßt sich natürlich doch nicht direkt mit der des Synkaryons vergleichen, denn sie setzt sich ja aus zwei mütterlichen Garnituren zusammen.

Undeutlicher gemacht wird der Verlauf der Reifung durch die bei der Echinodermeneireifung und Furchung an sich schon sehr große Tendenz zur Karyomeritenbildung, die hier als Reaktion auf die schädigenden Eingriffe noch viel größer wird. Bei der ersten und bei der zweiten Teilung kann es zu solchen kommen und an Stelle zweier Vorkerne kann ein Karyomeritenhaufen zu finden sein.

Die interessante Frage, ob nun hier die Reifungszentren direkt übernommen werden für die Furchung, läßt sich an diesem Objekt mit mehr Sicherheit beantworten, wie bei der physiologischen Parthenogenese. Denn man findet zumeist in den Stadien zwischen der letzten Reife- und der ersten Furchungsteilung bei den beiden Kernen zwei einander gegenüberliegende Strahlungen. Unter Umständen scheinen sie aber auch fehlen zu können. Man kann also die Wirkung der vorübergehenden Lähmung so ausdrücken, daß während derselben den Zentren eine gesteigerte Teilungsenergie, die für die Embryonalentwicklung ausreicht, übermittelt wurde, daß sie aber einen Teilungsschritt früher als normal isodynam geworden sind und deshalb kein zweiter Richtungkörper ausgestoßen werden konnte.

Es gibt keine Untersuchungen, die zytologisch analysieren, ob gerade die Vorstadien der ersten Reifeteilung des Asteriaseies die sensible Periode für eine solche Wirkung darstellen und ob ein Beeinflussen in späterer Zeit etwa nach Ablauf der ersten Reifeteilung keine isodynamische Reduktionsspindel mehr bewirken kann. Ganz ähnlich wie beim Seeigel kann man aber auch das gereifte Asteriasei zur Entwicklung zwingen, also mit seiner reduzierten Zahl, und in diesem Fall muß wohl auch wie bei diesem das Teilungszentrum vom Kern aus regeneriert werden.

Als Stütze für eine gegenteilige Ansicht, daß die angewandten chemischen Agentien zur Folge hätten, daß im Plasma beliebig Zentren de novo erzeugt werden, hat man eine Erscheinung herangezogen, die besonders schön in Seewasser eintritt, dem 1,5% NaCl oder 3,5% MgCl₂ zugefügt wird. Hierin treten in befruchteten und unbefruchteten Seeigeleiern artifizielle Sphären mit deutlichen Zentriolen in oft sehr großer Zahl im Plasma auf, ohne einer mitotischen Figur

7. 11. 2

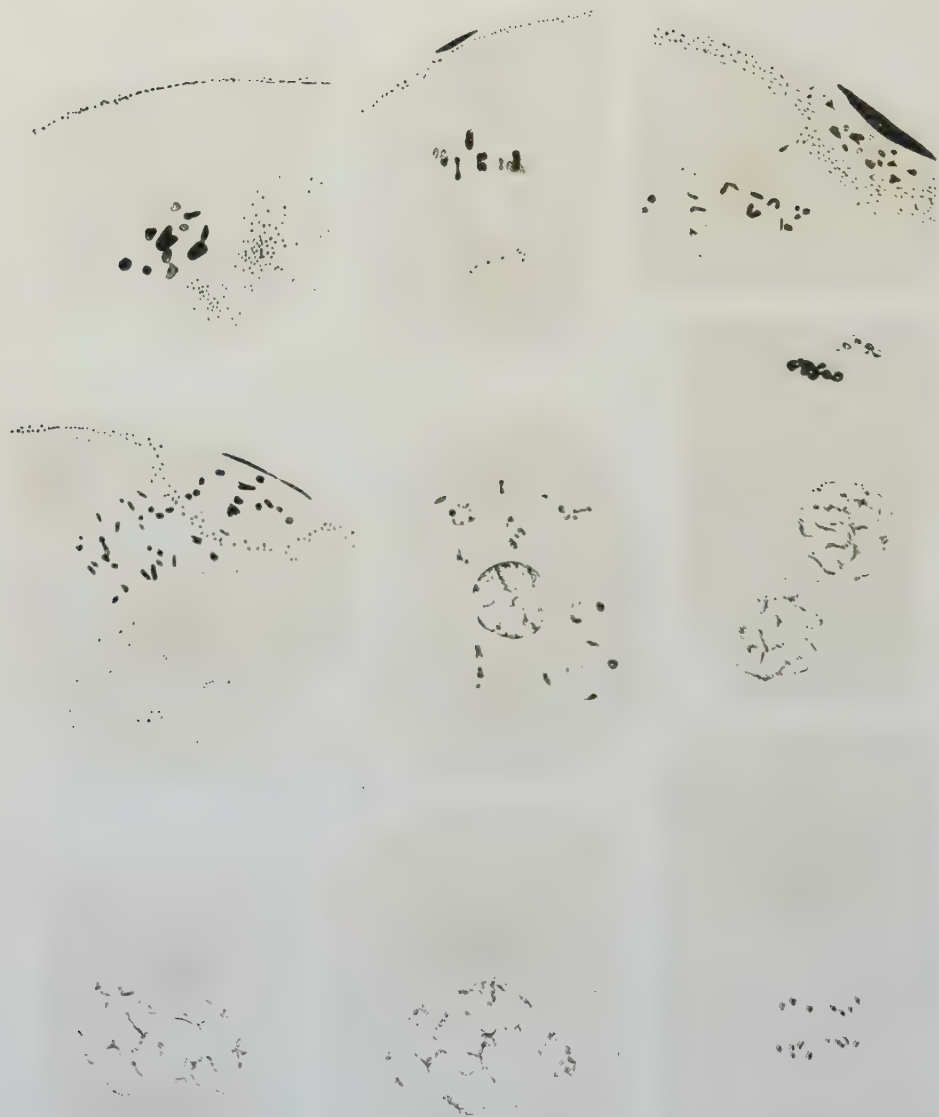


Fig. 125. Die beiden Parthenogenese einleitenden Reifeteilungen eines mit Kohlensäure behandelten Seesterneies. Nach Buchner.

anzugehören und mit Chromosomen verbunden zu sein. Gelangen solche zufällig in ihren Bereich, so verhalten sie sich ihnen gegenüber ganz wie normale Polstrahlungen. Auch Teilung der Zentriole mit nachfolgender Sphärenteilung kann man mit aller Deutlichkeit beobachten. Das Chromatin wird in solchen Eiern unregelmäßig auf einige Häufchen zerteilt, ohne daß zunächst Zellgrenzen auftreten. In der Folge kann noch eine mehr oder weniger glückliche Regulation zu-



Fig. 126. Vielpolige Spindel in einem mit Kohlensäure behandelten Seesternei.
Nach Buchner.

stande kommen, indem Plasmabezirke um einzelne Strahlungen und Chromosomenanhäufungen abgegrenzt werden. Ganz die gleichen Erscheinungen kommen nicht selten an Seesterneiern vor, die, um sie zur Entwicklung anzuregen, mit Kohlensäure behandelt wurden.

Die alte Auffassung „jedes Zentriol aus einem Zentriol“ scheint damit stark erschüttert, zumal als es besonders auch bei *Cerebratulus* und Seeigel gelang, die Organelle mit diesen Methoden in kernlosen Eifragmenten zu erzielen. Wenn wir auch schon aus anderen Gesichtspunkten heraus die extreme Lehre von der Persistenz der

Zentren verurteilen mußten (Kap. 2), begegneten uns doch sonst nirgends Hinweise auf eine Neuentstehung der Zentren im Plasma, neben so vielen auf eine solche im Kern. Auch diese experimentellen Beobachtungen fallen bei genauerem Zusehen nicht so sehr ins Gewicht. Beim Seesternei zumindest zeigt sich nach der zur Parthenogenese führenden Kohlensäurebehandlung deutlich, daß zunächst, etwa zur Zeit der ersten Furchungsteilung, nicht sehr selten Bilder wie



Fig. 127. „De novo“ entstandene Zentren in einem mit Kohlensäure behandelten Seesternei. Nach Buchner.

Fig. 126 auftreten, d. h., daß sich abnorme vielpolige Mitosen bilden, von deren Polstrahlungen einige sekundäre Sphären nach einer Zentriolteilung abgetrennt werden. Dieser Knospungsprozeß schreitet schnell fort, bis das ganze Plasma von kleinen Sonnen erfüllt ist, mit deren Vermehrung die der Chromosomen nicht Schritt halten kann (Fig. 127). Die ersten vielpoligen Figuren aber gehen zurück auf eine verfrühte Teilung der Zentren der zweiten Reifeteilung; was nun den Versuch mit kernlosen Eifragmenten anlangt, so darf man wohl auch aus ihm höchstens schließen, daß Kräfte, die normalerweise im Kern lokalisiert

sind, unter besonderen nicht natürlichen Bedingungen auch im Plasma wirksam werden können, ja vielleicht nicht einmal dies, denn er gelingt bei *Cerebratulus* nur nach der im Seewasser erfolgenden Auflösung des Eikerns zur Reifeteilung, also wenn Stoffe überall in das Plasma gelangen können und gelangt sind, die vorher im Kern waren, und auch die Experimente am Seeigellei haben nur gereifte Eier benützt! Daß aber eine so mächtige Proliferation der Zentren im Gefolge auftritt, darf uns nicht wundernehmen, denn wir kennen die angewandten Agentien als zur Parthenogenese reizend. Es liegt also lediglich eine Störung des gesetzmäßigen Zusammenarbeitens mit den Chromosomen vor. Wie bei der Furchung werden auch die Strahlungen mit zunehmender Zahl immer kleiner, so daß wir schließen können, daß eine Strahlung desto kleiner ist, je kleiner die Plasmaregion, die sie allein beherrschen kann, und daß das Vorhandensein von Zellgrenzen hierbei keine Rolle spielt.

Für ein Mollusk, *Macra*, liegen genauere Angaben vor über die große Variation im Reifungsprozeß je nach einer Modifikation des Experiments, von denen noch einiges mitgeteilt sei. Das *Macraei* reift ebenfalls erst im Seewasser. Hier kann je nach der Einwirkungs-dauer einer gewissen Salzlösung die Abschnürung beider Richtungs-körper und darauffolgende Furchung mit $\frac{n}{2}$ Chromosomenzahl erzielt

werden, oder es kommt vorher zu einer merkwürdigen Chromosomen-teilung innerhalb einer nukleären Spindel, die zu einer Verdoppelung führt und dann erst zur regulären ersten Furchungsmitose. Es kann aber weiterhin auch bereits der Reifungsprozeß derart beeinflusst werden, daß die zweite Reifeteilung als erste Furchungsteilung funktioniert, nachdem der eine Tochterkern der ersten Reifeteilung in das Eizentrum sinkt, oder auch indem die Reifung ganz unterbleibt, und der Oocytenkern unmittelbar zur ersten Furchungsteilung übergeht. Es ist interessant, an diesem Beispiel zu beobachten, wie relativ geringfügige lediglich quantitative Differenzen so prinzipielle Erscheinungen leicht zu modifizieren vermögen, die wir zu den vitalsten der Geschlechtszellen rechnen müssen. Dadurch werden wir lebhaft an die verschiedenen Reifungsweisen erinnert, die wir gelegentlich der physiologischen Parthenogenese schon kennen lernten.

Die Fülle von Mitteln, die parthenogenetische Entwicklung bewirken, ist eine ganz außerordentliche. Es sei nur kurz hingewiesen auf die Versuche mit Amphibieneiern, die durch Anstechen oder durch eigenes und fremdes Blut, Gewebsextrakte, Elektrizität

und andere Mittel zur Furchung veranlaßt werden, und noch auf eine Gruppe von Erscheinungen etwas näher eingegangen, die als ein Grenzgebiet zwischen Bastardierung und Parthenogenese ganz anders geartete Faktoren mit sich bringt, auf die Besamung mit stammfremdem Sperma.

Bei der Bastardierung von Rassen verhalten sich die beiden Chromosomensortimente ganz normal, auch bei vielen Artkreuzungen ist dies der Fall; man kann sie, wenn die Eltern verschiedenen große Chromosomen besitzen, stets nebeneinander finden. Bei einigen Kombinationen jedoch, die man genauer während ihrer frühen Entwicklung studierte, hat sich gezeigt, daß diese Harmonie unter Umständen nur eine beschränkte ist; auf bestimmten Stadien wird dann eine feststehende Zahl von väterlichen Chromosomen aus dem Verband der Äquatorialplatte eliminiert. Diese teilen sich nicht mehr mit, verklumpen und bleiben wahllos im Plasma einer der beiden Tochterzellen liegen, um in der Folge resorbiert zu werden. Unter Umständen gelingt nun sogar eine stammfremde Besamung, etwa von Seeigeleiern mit Wurm- oder Molluskensperma, wenn man sich einer sehr starken Konzentration des letzteren und einer langen Expositions-dauer bedient, aber die Untersuchung auf Schnitten lehrt, daß hier auf die Besamung keine Befruchtung folgt. Das Spermium verhält sich zwar zunächst normal, insofern es eine Strahlung entwickelt, auf den Eikern zuwandert, zu einem kleinen männlichen Vorkern aufquillt und sich an diesen anlegt. Bei der Ausbildung der Furchungs-chromosomen aber bleibt der väterliche Anteil kompakt und wird nicht geteilt. Er kann wohl noch durch viele Teilungen von einer Zelle mitgeschleppt werden, aber er geht nicht mehr in die Kerne ein. Das mütterliche Chromatin hat sich von diesem Anteil gereinigt. Bei manchen Kombinationen gelangt das Spermachromatin nicht einmal bis zum Eikern. Wir können deshalb von einer parthenogenetischen Entwicklung mit väterlichen Zentren reden, denn diese zeigen sich hierbei in weit höherem Grade an den weiblichen Chemismus anpaßbar, am Eikern teilen sie sich in zwei und leiten die folgenden Furchungsmi-tosen ganz in der gewohnten Weise.

Ganz ähnliche Parthenogenese kann man erreichen, wenn man artgleiches Sperma durch Radiumbestrahlung so weit lähmt, daß es wohl eindringt und eine Strahlung bildet, aber seinen Chromosomenbestand nicht zu entfalten vermag. Es gelingt also damit die beiden Funktionen des Spermiums, die entwicklungserregende und die vererbende, zu isolieren.

Was können wir nun aus den Erfahrungen der künstlichen Parthenogenese auf die entwicklungserregenden Funktionen des Spermiums schließen? Der von Morphologen begründeten einseitigen Auffassung, daß diese in erster Linie in der Einimpfung eines neuen Teilungsorganes beruhe, haften mannigfache Mängel an. Wenn wir die Zentriole in Erscheinung treten sehen, d. h. wenn die Spermastrahlung erwacht, sind bereits andere Vorgänge von scheinbar prinzipieller Bedeutung abgelaufen, beziehungsweise in Gang gesetzt. Die künstliche Parthenogenese beim Seeigellei hat gezeigt, daß der Membranbildung keineswegs nur die Rolle einer Abwehreinrichtung gegen weitere Spermien zukommt, sondern daß sie für den Anstoß zur Entwicklung des Eies geradezu unumgänglich ist. Denn die membranbildenden Mittel haben, auch ohne weitere Behandlung der Eier, deren Entwicklung, wenn auch nur in beschränktem Maße, im Gefolge. Auch entwickeln sich nach der Beeinflussung durch hypertenisches Seewasser nur die Eier, die eine Membran gebildet haben. Was aber allen membranbildenden Mitteln, den einbasigen Fettsäuren, den Alkalien, dem Toluol, Benzol usw. gemeinsam ist, ist die Eigenschaft, Fette zu lösen. Man hat daher, wie schon früher erwähnt, auch die naheliegende Vorstellung geäußert, daß die durch diese Agentien bedingte Membranbildung — nachdem man auch schon einen Gerinnungsprozeß in ihr sehen wollte — im wesentlichen in der Verflüssigung peripher gelagerter Lipide beruhe und daß demnach auch das Spermium eine fettlösende Substanz in das Ei mitbringen müsse.

Die auffallendste Folgeerscheinung der Membranbildung besteht nun, physiologisch betrachtet, in der Einleitung einer gewaltigen Synthese von Kernsubstanzen. Denn mit jeder erneuten Teilung der Kerne werden diese keineswegs kleiner, sondern wachsen jedesmal wieder zu ihrer Ausgangsgröße heran, die nicht durch die eingehende Chromatinmenge, sondern die Chromosomenzahl bedingt ist. Es ließ sich zeigen, daß hiezu keinerlei Stoffe aus dem Seewasser aufgenommen werden, sondern daß lediglich das Eiplasma die Quelle hiefür sein kann. In diesem kommen die reichlich vorhandenen Lecithine in erster Linie in Betracht. Deren Spaltung müßte aber eine Verflüssigung notwendig vorausgehen, und es wäre möglich, daß auf solche Weise die die Synthese einleitenden Kräfte des Spermiums mit den die Membranbildung auslösenden direkt zusammenhängen.

Auf experimentellem Wege ließ sich darlegen, daß das Ei zu der Synthese freien Sauerstoff bedarf, den ihm normalerweise das

umgebende Seewasser bietet. Nimmt man ihm diesen, indem man etwa die Eier in Seewasser bringt, dem eine Spur Cyankalium zugesetzt ist, so vermag das vorher eingedrungene Spermium keinerlei Tätigkeit zu entfalten. Es sind also sicherlich Oxydationsprozesse eine der nötigen Voraussetzungen für dieselbe. Rätselhaft bleibt dann noch, warum gewisse Eier nach der Membranbildung noch der Behandlung mit hypertonischem Seewasser bedürfen, andere, wie das Seesternei, aber nicht. Das Seeigelei bringt es bei Zimmertemperatur ohne eine solche meist nur bis zur ersten Zellteilung, bei niederen Temperaturen ($2-5^{\circ}\text{C}$) hie und da bis zur Blastula, aber nicht weiter. Die Nukleinsynthese ist hier also in Gang gesetzt worden, funktioniert aber in ihrem Verlauf nicht richtig. Man hat das so gedeutet, daß es fehlerhafte Oxydationsprozesse sind, die, je höher die Temperatur ist, desto schneller zum Zerfall führen, und daß die Bedeutung des hypertonischen Seewassers in einer Regulierung derselben liege. Dafür spricht, daß dasselbe ohne Luft keinerlei Wirkung zeigt.

Wenn wir aus diesem Ideengang eine Anwendung auf die Erscheinung der physiologischen Parthenogenese machen wollen, so können wir uns vorstellen, daß es den Eiern solcher Tiere möglich ist, die Nukleinsynthese ohne das Hinzutreten eines von einem Spermium mitgebrachten Agens zu beginnen, daß sie also vielleicht Kohlensäure oder eine Fettsäure nach Ablauf der Reifeteilungen bilden können, die ähnlich wie im befruchteten Ei wirken.

MATERIAL UND TECHNIK

Seeigel und Seesterne.

Bei Seesternen und Seeigel sind natürlich wieder die schon öfters erwähnten periodischen Reife- und Erschöpfungszustände zu berücksichtigen. Aber auch abgesehen hiervon ist der Erfolg eines Parthenogenese-Experimentes oft ein sehr willkürlicher. Der Zustand des Eimaterials, die Güte des Seewassers, das möglichst frisch aus dem offenen Meer geholt sein soll, die Temperatur sind Faktoren, die hierbei eine große Rolle spielen. Es ist daher das Experimentieren am Meer sehr erwünscht, immerhin gelingt es auch an versandtem Material unter Umständen in befriedigender Weise, wenn man nur keine allzugroßen Ansprüche an das Alter der Larven und den Prozentsatz der Furchungen stellt.

Natürlich müssen die Vorbereitungen zu den Versuchen bereits derart sein, daß die Gewinnung eines reinen Eimaterials garantiert ist. Handelt es sich um versandte Tiere, so müssen diese womöglich

in einzelne Gläser isoliert geschickt werden, damit nicht eventuell durch das Abblanchen eines Männchens die Weibchen äußerlich zu sehr mit Spermien in Berührung kommen. Ferner lasse man sich dann stets ein Gefäß, das nur reines Seewasser enthält, zur Aufzucht der Kulturen mitschicken. Vor der Präparation wasche man jedes Tier von außen gründlich in laufendem Süßwasser, um anhaftende Spermien zu töten. Die Instrumente, die zum Öffnen benutzt werden, und die Gefäße, in die das Material gelangen soll, sind ebenfalls vorher gründlich in Süßwasser auszuwaschen und abzutrocknen. Hat man nun ein Männchen geöffnet, so muß alles, was man mit ihm in Berührung gebracht hat, aufs neue völlig gereinigt werden, bis man das gewünschte Weibchen erhält. Das Seewasser, das wir nun für die Eier verwenden wollen, muß vorher durch Erhitzen sterilisiert werden. Dabei ist natürlich darauf zu achten, daß der Salzgehalt nicht gesteigert wird, und muß eventuell der normale Lösungsgrad wieder hergestellt werden. Handelt es sich nun um Seesterne, so warten wir ab, bis die Eier in der Reifung so weit fortgeschritten sind, daß die Kontur des Kernes verschwommen wird. Dann liegt, wie wir uns an einer Probe, die wir fixieren, bevor wir die Eier in das Kohlensäurewasser bringen, überzeugen, ein Stadium vor, in dem die erste Reifeteilungsspindel noch wagrecht zur Eioberfläche steht. Die Kohlensäure haben wir schon vorher etwa $1\frac{1}{2}$ bis 1 Stunde aus einem gewöhnlichen Kippschen Apparat mittels Salzsäure und Marmor entwickelt und durch das Seewasser geleitet. Man schalte zur Reinigung der Säure zwei Waschflaschen mit Wasser ein. Vermutlich kann man diese Zeit auch beträchtlich abkürzen, da sich Wasser sehr rasch mit CO_2 sättigt. Um eine zu große Abgabe zu verhindern, tut man gut, die Oberfläche klein zu wählen und auch während des einstündigen Verweilens im CO_2 -Wasser wenigstens zeitweise die Säure durchzuleiten.

Wir fixieren auch in diesem Zustand in zwei oder drei Etappen Eier, um die Strahlenrückbildung zu konstatieren. Darauf folgt die Übertragung in sterilisiertes sauerstoffreiches, normales Seewasser, das man anfangs wiederholt erneuert, um den Eintritt eines normalen Gaswechsels zu beschleunigen.

Nach 4 bis 5 Stunden treten, je nach der Höhe der Temperatur, die ersten Furchungen ein. In diese Zeit fallen die Vorgänge, die uns besonders interessieren und die vor allem auf Schnitten zu studieren sind. Wir müssen also in regelmäßigen Zwischenräumen von $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ Stunde Proben fixieren (Pikrinessigsäure) und getrennt einbetten;

die Grundzüge der Reifung lassen sich jedoch auch im Leben und an Boraxkarmin-Totalpräparaten verfolgen.

Es muß hier erwähnt werden, daß die Seesterneier schon unter normalen Bedingungen sehr zu einer parthenogenetischen Entwicklung neigen. Es entwickeln sich oft ohne jede Manipulation einige Eier, und nach vorangegangenen Erschütterungen (Schütteln) steigt der Prozentsatz beträchtlich.

Die unter gleichen Vorsichtsmaßregeln gewonnenen Seeigeleier werden dagegen zunächst zur Membranbildung angeregt. Dies geschieht, indem sie für $\frac{1}{2}$ bis $1\frac{1}{2}$ Minuten in 50 ccm Seewasser + 3 ccm einer $\frac{n}{10}$ Lösung einer Fettsäure verbracht werden, am besten von Valeriansäure, Propionsäure oder Buttersäure. Die Membran wird erst gebildet, wenn die Eier in reines Seewasser zurückgebracht werden. Dabei ist zu beachten, daß sie oft leicht übersehen wird, wenn sie nicht genügend abgehoben wird, ein Mangel, der aber weiterhin nicht stört. 5 bis 10 Minuten verbleiben sie hier, dann bringt man sie in hypertonisches Seewasser, d. h. in 100 ccm Seewasser + 15 ccm $2\frac{1}{2}$ n NaCl-Lösung. Die Zeit, die diese einwirken soll, muß von Fall zu Fall durch das Experiment entschieden werden; sie schwankt zwischen 20 bis 50 Minuten. Die Eier sind eben verschieden empfindlich gegen das hypertonische Wasser. Man zweige daher alle 5 Minuten eine Kultur ab, die man in reines Seewasser zurückbringt, und suche so das Optimum zu eruieren. Dann soll die erste Furchung etwa $1^h 10'$ nach der letzten Überführung eintreten, vorausgesetzt, daß die Wassertemperatur 19° beträgt.

Man versäume auch in keinem Fall, unbehandelte Eier zu kontrollieren, um so sicher zu sein, daß nicht vielleicht doch eine unbeabsichtigte vereinzelte Besamung einen positiven Ausfall des Experimentes vortäuscht.

Literatur

- Buchner, P. *Die Reifung des Seesterneies bei experimenteller Parthenogenese.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 6. 1911.
- Delage, Iv. *Nouvelles recherches sur la parthénogénèse expérimentale chez les Astéris.* Arch. zool. expér. 3. Ser. Tom. 10. 1902.
- — *L'acide carbonique comme agent de choix de la parthénogénèse expérimentale chez les Astéries.* C. R. Ac. Sc. 1902.
- — *Les vraies facteurs de la parthénogénèse expérimentale. Elevage des larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite.* Arch. zool. expér. 4. Ser. Tom. 7. 1908.

- Delage, Iv.** *La parthénogénèse expérimentale.* Verh. Inter. VIII. Zool. Kongreß Graz. Jena 1912. (Enthält eine erschöpfende Literaturliste mit kurzer Inhaltsangabe!)
- Hertwig, R.** *Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies. Ein Beitrag zur Lehre von der Kernteilung und der geschlechtlichen Differenzierung.* Festschrift f. Gegenbauer. Bd. II. Leipzig 1896.
- Hindle, E.** *A Cytological Study of artificial parthenogenesis in Strongylocentrotus purpuratus.* Arch. Entwickl. mech. Bd. 31. 1910.
- Kostanecki, K.** *Cytologische Studien an künstlich parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von Mactra.* Arch. mikr. Anat. Bd. 64. 1904.
- — *Zur Morphologie der künstlichen parthenogenetischen Entwicklung bei Mactra. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der vielpoligen Mitosen.* Ebenda. Bd. 72. 1908.
- Kupelwieser, H.** *Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma.* Arch. f. Entwickl. mech. Bd. 27. 1909.
- — *Weitere Untersuchungen über Entwicklungserregung durch stammfremde Spermien.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 8. 1912.
- Lefevre, G.** *Artificial Parthenogenesis in Thalassema mellita.* Journ. exp. Zool. Bd. 4. 1907.
- Loeb, J.** *Untersuchungen über künstliche Parthenogenese und das Wesen des Befruchtungsvorganges.* Deutsche Ausgabe. Leipzig 1906.
- — *Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies (Künstliche Parthenogenese).* Berlin 1909. (Beide Bücher sammeln die meisten und wichtigsten Mitteilungen Loeb's zu der Frage.)
- Morgan, T. H.** *The Production of Artificial Astrosphäres.* Arch. Entwickl. mech. Bd. 3. 1896.
- — *The Action on Salt-Solutions on the Unfertilized and fertilized Eggs of Arbacia and other animals.* Ebenda. Bd. 8. 1899.
- Petrunkewitsch, A.** *Künstliche Parthenogenese.* Zool. Jahrbücher. Suppl. 7. 1904.
- Wassilieff, O.** *Über künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies.* Biol. Zentralbl. Bd. 22. 1902.
- Wilson, E. B.** *Experimental Studies in Cytology. I. A Cytological Study of Artificial Parthenogenesis in Sea-urchin Eggs.* Arch. f. Entwickl. mech. Bd. 12. 1901.
- Yatsu, N.** *The Formation of Centrosomes in Enucleated Egg-Fragments.* Journ. Exper. Zool. Vol. II. 1905.

16. Kapitel

Die zytologischen Grundlagen der Geschlechtsbestimmung

Das Problem der Geschlechtsbestimmung hat den Menschen von jeher beschäftigt. Die mannigfachsten Hypothesen sind aufgestellt worden, um das Rätsel zu deuten, die verschiedensten Methoden angegeben worden, es praktisch zu beherrschen. Von einer exakten Behandlung derselben kann man aber erst reden, seit eine genauere Kenntnis der Fortpflanzungsbiologie der niederen Tiere an zielbewußte experimentelle Prüfung und weiterhin ein tieferer Einblick in die Geschlechtszellkunde an eine zytologische Analyse herantreten ließ.

Wir haben bereits gelegentlich der Besprechung der Parthenogenese eine Reihe merkwürdiger, die Geschlechtsbestimmungsfrage betreffender Tatsachen kennen gelernt. Hier kam es zu interessanten Ausnahmen von dem allgemeinen Gesetz, daß die Nachkommen eines Elternpaares zu ungefähr gleichen Teilen männlichen beziehungsweise weiblichen Geschlechts sind. Aphidenweibchen gebaren befruchtet und unbefruchtet lange Zeit nur wiederum Weibchen, bis plötzlich auch Männchen erstanden, gewisse Eier anderer Tiere gaben stets nur Männchen; an anderer Stelle wechseln getrenntgeschlechtliche Tiere mit Hermaphroditen ab. Auch die Zwitterigkeit ist natürlich ein Teilproblem der großen Geschlechtsbestimmungsfrage.

Die experimentelle Prüfung hat gezeigt, daß diese Verhältnisse zum Teil labil sind. Wir können den Prozentsatz der Geschlechter vielfach verschieben, ja ein Geschlecht vollkommen ausschalten, also das Geschlecht tatsächlich willkürlich bestimmen und wir sind ferner in der Lage, das Auftreten der Männchen in den Würfen eines Daphnienstammes oder bei den Blattläusen erheblich zu beschleunigen. Wir können in einem Fall Zwitter in allen gewünschten Abstufungen erzeugen, wo normalerweise nur Getrenntgeschlechtlichkeit auftritt.

Diese große Plastizität macht es zunächst recht unwahrscheinlich, daß sich für die Geschlechtsbestimmung eine einheitliche, auf morphologischer Basis beruhende Grundlage finden läßt. Und doch hat man auf rein deskriptivem Wege ganz überraschende Resultate gewonnen, indem es gelang, einen zum mindesten sehr weit verbreiteten determinierenden Chromosomenmechanismus aufzudecken.

Wir werden von seiner Betrachtung ausgehen und haben dann noch die Fragen zu beantworten, wie sich die komplizierten Tatsachen des Generationswechsels und die experimentell erzeugten Verschiebungen dem einfügen lassen. Gehen wir von einem bestimmten Fall aus. Wenn wir die normale Chromosomenzahl einer männlichen Heuschrecke, also z. B. der schon zum Studium der Reduktion verwandten *Oedipoda*, feststellen, was am leichtesten an den Spermatogonien geschieht, indem wir eine größere Anzahl von Äquatorialplatten genau zeichnen und vergleichen, stoßen wir auf eine ganz neue Erscheinung. Sie ist eine ungerade, im gegebenen Fall 23. Das Gesetz von den geraden Chromosomenzahlen, das in dem Zusammentreffen zweier homologer Sortimente bei der Befruchtung begründet ist, erleidet eine Ausnahme, und zwar derart, daß 22 Chromosomen sich in 11 Paare wohl gruppieren lassen (bei hiezu günstigen Objekten), eines aber keinen Partner besitzt. Bei *Oedipoda* ist dieses besondere Chromosom, akzessorisches Chromosom, Heterochromosom oder Monosom genannt, eines der größten. Bei anderen Heuschrecken überragt es aber oft alle

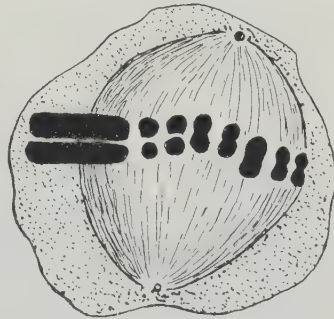


Fig. 128. Monosom und Autosome bei *Orphanina*. Nach de Sinéty.

übrigen ganz beträchtlich (Fig. 128). In dem Ablauf der Teilungen aber macht sich nichts Ungewohntes bemerkbar (im Gegensatz zu manchen anderen Tieren, worauf wir unten noch zurückkommen). Dies wird anders nach der letzten Vermehrungsteilung. Da bleibt das in beide Tochterzellen durch Längsteilung gelangte Heterochromosom, wenn die normalen Chromosomen, die man in diesem Zusammenhang auch als Autosome bezeichnet, sich zu feinen Spiralen lockern, kompakt (Fig. 129). Es liegt den Spiralen parallel mit Vorliebe an der Kernmembran, die sich noch besonders um dasselbe einbuchtet. Diese Neigung, kompakt zu bleiben, behält es während der ganzen Wachstumsperiode, aber bei genauem Zusehen ist doch auch an ihm eine schwache Annäherung an das Verhalten der Autosomen zu bemerken. Die allgemeine Orientierung im Bukettstadium äußert sich auch an ihm. Es wird keulenförmig und schickt einen dünnen Fortsatz, der sich oft ziemlich weitgehend lockert, zum gemeinsamen Konvergenzpunkt. Wird sie von den Autosomen wieder

aufgegeben, so geschieht dies auch von dem Heterochromosom, das sich nun konstant an die Kernmembran legt, vielfach zunächst linsenförmig ausgezogen, aber während der Kondensierung der Tetraden sich ebenfalls zur Teilung vorbereitend. Auf einen Zustand U-förmiger Krümmung folgt die Ausbildung eines geraden Balkens, der an seiner Lage, Form und frühzeitig scharfen Konturierung von den Tetraden leicht zu unterscheiden ist. Als solches gelangt es auch in die erste Reifeteilung (Fig. 130).



Fig. 129. Chromosomenkonjugation und Monosom bei *Oedipoda*. Original.

Es bestätigt wieder auf das schönste unsere Auffassung von den durchlaufenen Vorstadien als Chromosomenpaare vereinigenden, daß das eine Chromosom, das keinen Partner zum Konjugieren besitzt, sich während dieser untätig verhielt; in die Äquatorialplatte gehen also 11 bivalente und ein univalentes Chromosom. Wenn nun in einer der beiden Reifeteilungen wirklich die Teilung in der Trennung ganzer Chromosomen besteht, so muß das einwertige Heterochromosom ungeteilt an eine Seite rücken. Das geschieht tatsächlich. Deutlich ist es in der ersten Reifeteilung den übrigen voraneilend

dem Pol genähert zu finden, von dem ausgehend allein eine Zugfaser an ihm ansetzt. Es entstehen so ungleichwertige Spermatocyten 2. Ordnung, solche mit 11 und 12 Chromosomen.

Auch in ihren Kernen, die die Chromosomen ja nur weg gelockert enthalten, bleibt das Heterochromosom kompakter. In den Äquatorialplatten der zweiten Reifeteilung lassen sich die Zahlen 11 und

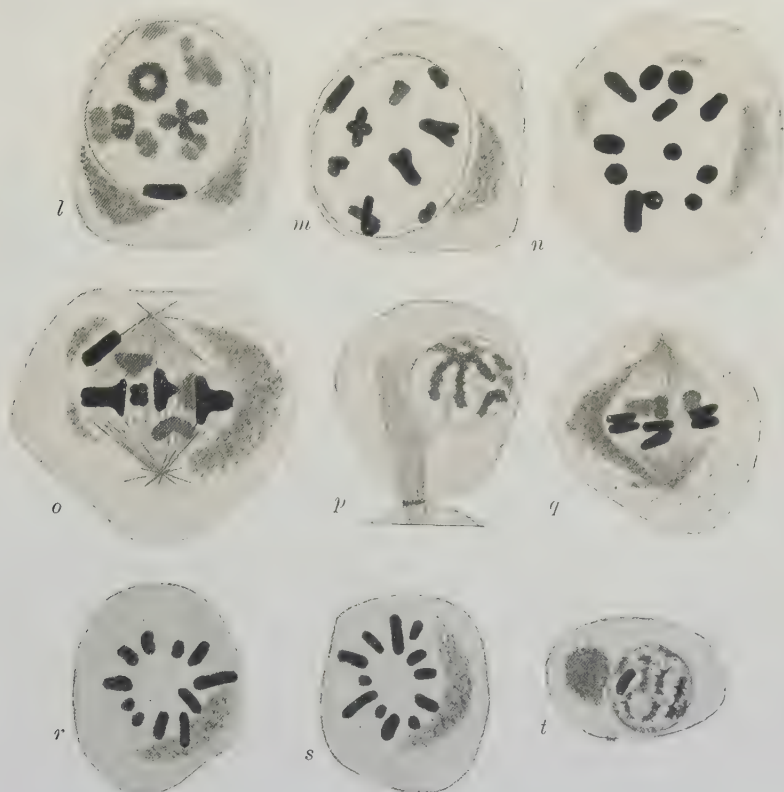


Fig. 130. Reifeteilungen und Monosom bei *Oedipoda*. Original.

12 viel leichter feststellen als in den Anaphasen der ersten Teilung. Wo es enthalten ist, wird es der Länge nach geteilt, wie offenbar auch die anderen Elemente. Das Resultat ist, daß aus einer Spermatocyte 1. Ordnung zwei Spermatiden mit 12 Chromosomen, d. h. $\frac{n}{2} + x$, zwei mit 11, d. h. $\frac{n}{2}$ gebildet werden.

Im Spermatidenkern verflüssigt sich wieder das Heterochromosom am spätesten, bei manchen Heuschrecken ist es noch lange, wenn

der Kopf zwar noch rund, aber schon sehr klein ist, an der Stelle zu erkennen, wo der Schwanzfaden diesem ansitzt. Die fertigen Spermien lassen trotz des oft beträchtlichen Substanzunterschiedes morphologisch keine Differenz an sich nachweisen.

Untersuchen wir die Oogenese einer Heuschrecke, so finden wir während der Bukettstadien und im Kern des wachsenden Eies keine solchen kompakt bleibenden nicht konjugierenden Chromosomen. Stellen wir die Chromosomenzahl fest, so finden wir eine gerade, und zwar um eines mehr als im männlichen Geschlecht, d. h. im weiblichen Geschlecht fehlt der Partner von x nicht, er ist vielmehr in gleicher Größe vorhanden und beide konjugieren. Die Reifung aber verläuft normal. In unserem Falle würden sich also in ihr 12 Tetraden zeigen und in jedes Reifei würden 12 Chromosomen gelangen. Stellen wir uns vor, was nun bei der Befruchtung dieser einzigen Eisorte mit zweierlei Spermien geschieht, so wird die Bedeutung des Sonderchromosoms mit einem Male klar.

$$\text{♀} \frac{n}{2} + x \times \text{♂} \frac{n}{2} + x = n + xx = 24 = \text{♀}$$

$$\text{♀} \frac{n}{2} + x \times \text{♂} \frac{n}{2} = n + x = 23 = \text{♂}$$

In Worten ausgedrückt heißt das, das Heterochromosom des Männchens macht durch seine Einverleibung in das indifferente Ei den Keim zu einem weiblichen, es ist geschlechtsbestimmend.

Solche Heterochromosomen vom Typ des Monosoms sind sehr verbreitet. Man hat sie bisher gefunden unter den Insekten bei Heuschrecken, Gryllen, Blattiden, Wanzen, Zikaden, einigen Käfern und Odondaten, bei Myriopoden, Spinnen, ferner vor allem bei den Nematoden und bei Wirbeltieren (so bei Hühnern, beim Opossum, wahrscheinlich auch bei Ratte und Mensch). In den Einzelheiten weichen aber diese Formen z. T. ziemlich weit ab von dem bis jetzt Dargelegten. Zunächst ist für Oedipoda selbst noch nachzutragen, daß die Wandlungen des Heterochromosoms während der Wachstumsperiode wahrscheinlich etwas komplizierter sind, als wir sie zunächst beschrieben haben. Es treten Teilungsbilder des Heterochromosoms im jungen Ovocytenkern auf und entsprechend zwei Körper, die Fortsätze nach dem einen Pol senden; der schwächere scheint dabei Chromatin zu verlieren und in einem Plastinnukleolus fortzubestehen, der entweder frei im Kern liegt oder auch mit Vorliebe sich an das erhalten bleibende Heterochromosom anlegt. Das ursprüngliche Monosom würde also so einen Teil seiner Substanz verlieren. Mit aller Deutlichkeit ist

ein solcher Prozeß auch bei *Blatta* beschrieben worden. Bei einer *Locustide* hat man gar das Monosom schon in sehr jungen Spermatogonienkernen deutlich geteilt gesehen. Die Bedeutung dieser Duplizität und Substanzabgabe ist bis jetzt nicht bekannt.

Es variiert ferner die Tendenz, kompakt zu bleiben. Gibt es auch Formen, deren Heterochromosom sich stärker in den Spermatocyten lockert, als bei *Oedipoda*, ja einen sehr deutlichen Längsspalt hierbei zeigt, so bleibt es bei anderen schon in jungen Spermatogonien kompakt. Das Heterochromosom schleppt dann auch gerne mit der Teilung nach, so sehr schön bei *Gryllus*, wo es sehr groß und U-förmig ist, und desto entschiedener kompakt, je näher die Zelle dem Ovocytenstadium steht (progressive Heteropyknose). Könnten wir uns eine solche Tendenz zur Zeit der Konjugationsperiode als ein Mittel zur Isolation ziemlich zwanglos erklären, so ist sie zu dieser Zeit ganz unverständlich. Ebenso merkwürdig ist eine gelegentlich auftretende Abneigung, in den geschlossenen Kernverband einzugehen. Bei *Oedipoda* waren schon schwache Anzeichen vorhanden, die sich aber (bei *Gryllus* und manchen anderen) bis zu einer völlig selbständigen Kernbildung neben dem Hauptkern schon in Spermatogonien steigern können.

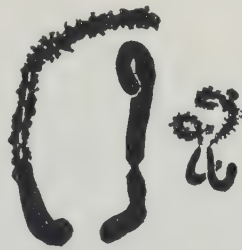


Fig. 131. Monosom, verklebt mit Autosom, bei *Mermiria*.
Nach Mc Clung.

Oft ist es außerordentlich schwer, das Vorhandensein der Monosome zu erkennen, da sie offenbar bei vielen Tieren die merkwürdige Tendenz haben, sich an das Ende eines Autosoma anzuhängen und mit ihm mehr oder weniger weit zu verschmelzen. Durch den zeitweise wenigstens verschieden starken Grad der Lockerung und schärfere Absatzstellen ist dies noch sehr deutlich gemacht bei manchen Insekten (Fig. 131 von *Mermiria*). Aber es kommt auch vor, daß gewöhnlich von dem Anhängsel gar nichts zu sehen ist und dieses nur gelegentlich einmal sich löst und so erkannt wird. Das ist natürlich besonders dann leicht zu übersehen, wenn das Heterochromosom sehr klein und die Autosome groß sind, so daß auch bei einer Gruppierung zu Paaren die Ungleichheit eines Paares kaum zum Vorschein kommt. Bei *Ascaris* ist dies der Fall.

Bei mehreren Nematoden konnten wohl isolierte Monosome gefunden werden, ja ein Vertreter der Gruppe, *Ancyracanthus*, stellt das Objekt dar, bei dem sich so vollständig und klar, wie sonst nirgends, die zu postulierenden Zahlen zu jeder Zeit, in beiden Ge-

schlechtern, auch bei Befruchtung und Embryonalentwicklung haben nachweisen lassen. Die Spermien führen fünf bzw. sechs Chromosomen und diese bleiben stets in ihnen selbständig, ja sind im Leben ohne Schwierigkeit zu zählen! (Fig. 132). Anders bei *Ascaris*. Fig. 133



Fig. 132. Die beiden Spermienarten von *Ancyracanthus*.
Nach Mulsow.

gibt ein Schema des hier vorliegenden Geschlechtsbestimmungsmechanismus für *Ascaris megalocephala* var. *bivalens*. Normalerweise ist nichts von dem Vorhandensein eines akzessorischen Chromosoms zu bemerken. Gelegentlich aber kommen Tiere vor, bei denen es sich löst und neben vier großen Chromosomen ein kleines zu finden ist, und zwar ist dies dann etwa in der

Hälfte der befruchteten Eier der Fall. Solche Eier würden dann Männchen geben. Das zum Teil nur erschlossene Verhalten bei der Ei- und Samenreifung verdeutlicht unsere Figur.

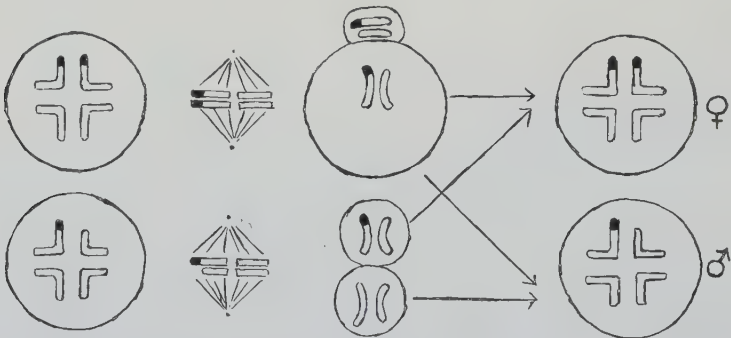


Fig. 133. Schema des Verhaltens des Monosoms bei *Ascaris megalocephala*.
Nach Boveri, abgeändert von Schleip.

Es liegt zunächst nahe, sich das Fehlen eines im weiblichen Geschlecht vorhandenen Chromosoms phylogenetisch durch Verlust entstanden zu denken. Durch die Natur des zweiten, nun zu besprechenden Heterochromosomentypus wird dies auch wahrscheinlich gemacht. Denn hier ist die Chromosomenzahl in beiden Geschlechtern noch die gleiche und eine gerade; aber während im weiblichen Geschlecht sich wieder das Heterochromosomenpaar gleicht, besteht es im männlichen aus ungleichen Komponenten, von denen einer an Größe den weiblichen entspricht, der andere aber mehr oder weniger kleiner ist. Wir nennen solche Chromosomen Idiochromosomen, das größere auch *x*-Chromosom, das kleinere *y*-Chromosom.

In die speziellen Verhältnisse soll uns diesmal eine Wanze, *Lygaeus*, einführen (Fig. 134). In den Spermatogonien treffen wir hier 14 Chromosomen an. Zur Zeit der Synapsis bleiben nun zwei hiervon wieder kompakt, ein sehr kleines, das y-Chromosom, und ein



Fig. 134. Verhalten des Idiochromosomenpaares bei *Lygaeus*. *a* Äquatorialplatte einer Spermatogone; *b—h* Spermatocyten 1. Ordnung; *g, h* 1. Reifeteilung; *i, k* 2. Reifeteilung; *l, m* die zweierlei Tochterplatten der jungen Spermatiden. Nach Wilson.

größeres, das sich immerhin ziemlich lockert und einen deutlichen Längsspalt bekommt. Bei diesem Objekt folgt nun auf die Tetraden vorbereitenden Stadien, ähnlich den Vorgängen in der Eizelle, eine erneute Auflösung derselben und Bildung eines ruhenden Kernretikulums. In ihm sind die beiden Sonderchromosomen, das größere

wieder kontrahiert und abgerundet, nukleolenartig eingelagert. Neben ihnen findet sich aber noch ein echter, ziemlich großer Plastinnukleolus. Ihm legt sich oft das eine oder andere Heterochromosom an. Wenn sich die Tetraden neu herausbilden, ist unter Umständen in beiden ein Längsspalt zu erkennen. Er ist vorbereitend für die erste Reifeteilung, denn in sie gelangen beide als einwertige Elemente, im Gegensatz zu den sechs Tetraden, und werden äquationell geteilt. Nun aber legen sich beide aneinander (konjugieren) und stellen sich so in die Äquatorialplatte der zweiten Teilung ein, daß deren Ebene in ihre Trennungslinie fällt. So kommt es, daß von oben gesehen das größere das kleinere verdeckt und hier nur Profilsansichten aufklären. Diese Mitose ist nun eine Reduktionsteilung für sie, die Tochterplatten und damit die Spermatiden unterscheiden sich daher durch den Besitz eines kleinen oder großen Idiochromosoms voneinander. Wesentlich erleichtert wird die Beobachtung durch die Regelmäßigkeit, mit der stets in beiden Teilungen das Heterochromosomenpaar in der Mitte der Platte, umgeben von einem Kranz Autosomen, auftritt.

Stellen wir eine ähnliche Formel auf, wie für das Monosom, so muß sie nun lauten:

$$\text{♀} \frac{n}{2} + x \times \text{♂} \frac{n}{2} + x = n + xx = \text{♀}$$

$$\text{♀} \frac{n}{2} + x \times \text{♂} \frac{n}{2} + y = n + xy = \text{♂}$$

Die Teilung aber, die die Differenz der beiden Spermiensorten im Gefolge hat, ist bei beiden Typen nicht die gleiche, sondern für Monosome die erste, für Idiochromosome die zweite. Für die Heterochromosomen ist sie die Reduktionsteilung. Ist sie es auch jeweils für die Autosomen, so sind wir gezwungen, zwei ganz verschiedene Reduktionsweisen für sie anzunehmen. Es ist jedoch wahrscheinlich so, daß unter Umständen eine Reifeteilung für die Autosomen eine Reduktions-, für die Heterochromosomen eine Äquationsteilung bedeutet.

Der Typus von Idiochromosomen, wie wir ihn nun an *Lygaeus* kennen gelernt haben, kann noch mannigfach modifiziert erscheinen. Unter Umständen sind die Größenunterschiede von x und y außerordentlich geringe, ja vielleicht kommen Fälle vor, in denen gar keine mehr vorliegen und nur ihr Kompaktbleiben in der Spermatocyte und das Vorhandensein deutlich verschiedengroßer Paare bei nahe Verwandten den Schluß zu ziehen gestattet, daß bei der gegebenen Form ein verschiedenwertiges Paar Idiochromosomen existiert.

Ferner kann auch an solchen Heterochromosomen, genau wie bei der *Ascaris* an einem Monosom, die Tendenz auftreten, mit einem Autosomenpaar bis zur Unkenntlichkeit zu verkleben, so daß nur eine gelegentliche Isolation die Verhältnisse richtig erkennen läßt. Dies ist bisher nur für eine *Culex*-Art bekannt geworden. Die wesentlichsten Abweichungen aber treffen wir bei der Wanzengruppe der Reduviiden. Hier kommt z. T. der *Lygaeus*-Typus noch rein vor, bei vielen Formen aber wird das x-Chromosom, also das größere, ersetzt durch eine ganze Gruppe von Chromosomen. Bei *Fitchia* sind es deren zwei, bei *Prionidus* drei, bei *Gelastocoris* vier, bei *Acholla* gar fünf. Gewöhnlich sind sie unter sich gleich groß, bei der letzten Form aber sind zwei groß, drei klein (Fig. 135). Bei dieser ist das y-Chromosom übrigens ungewöhnlich groß, größer als jedes der 20 normalen Chromosomen und auch alle fünf x-Chromosome erreichen es zusammen nicht an Volumen. Bei der zweiten Reifeteilung gruppieren sich die x-Chromosomen zusammen dem y-Chromosom gegenüber und gehen gemeinsam in eine der Spermatiden. Das Weibchen führt natürlich jeweils die Vielzahl der Heterochromosomen, also bei *Fitchia* eines, bei *Prionidus* zwei, bei *Gelastocoris* drei und bei *Acholla* gar vier Chromosomen mehr als das Männchen. Trotzdem übertrifft quantitativ der Chromosomenbestand des letzteren in diesem Fall den des Weibchens, was uns mahnt, kein allzugroßes theoretisches Gewicht auf die quantitativen Unterschiede zu legen.

Die Tendenz der Idiochromosomen, nukleolenartig kompakt die Wachstumsperiode der Spermatocyte durchzumachen, ist noch größer als bei dem Monosom. Auch hier treten, wie wir schon bei *Lygaeus* sahen, mit großer Häufigkeit echte Nukleolen (= Plasmosomen) im Kern auf und gehen Beziehungen zu den Heterochromosomen ein, die zum Teil recht kompliziert sein können und keineswegs immer nur in einem vorübergehenden Sichaneinanderlegen beruhen. So ist für den eben erwähnten *Prionidus* beschrieben worden, daß während der Synapsis die drei x- und das eine y-Chromosom in einen gemeinsamen „Chromatinnukleolus“ eingehen. Als solcher liegt er während des Buketts völlig unverändert unabhängig von einem ebenfalls vorhandenen Plasmosom im Kern. Gelockerte Fortsätze, wie so oft beim Monosom, werden hier keineswegs zum Orientierungspol ausgesandt.¹ Nach Aufgabe des Bukettstadiums zerfällt er in seine

1) Man hat vielfach behauptet, ein Bukettstadium fehle den Wanzen überhaupt gänzlich. Mir scheint dies nicht richtig; die Bilder polarer Orientierung sind nur bei weitem nicht so deutlich als anderwärts.

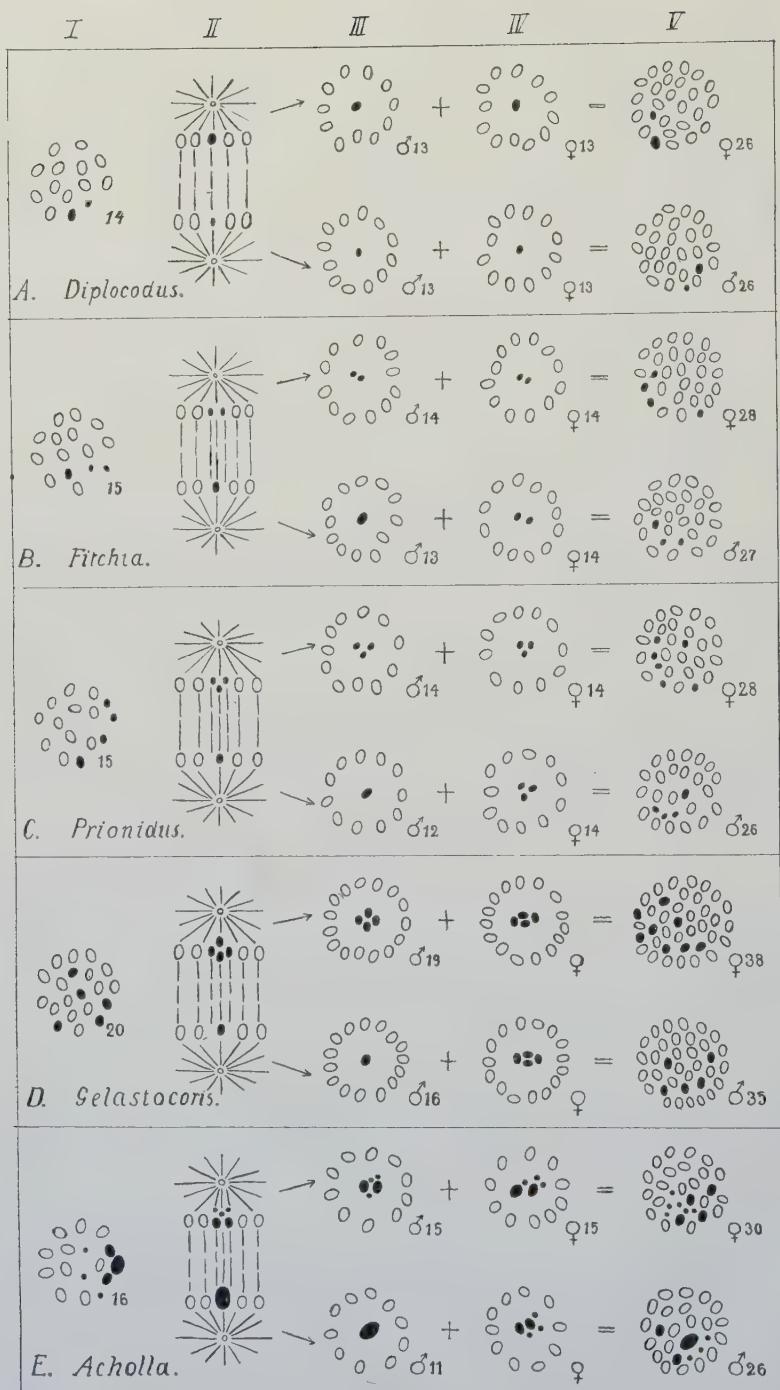


Fig. 135. Fünf verschiedene Typen von Idiochromosomen bei Reduviiden (Wanzen); erste vertikale Reihe: Chromosomenbestand der Spermatogonien; zweite Reihe: zweite Reifeteilung; dritte Reihe: Chromosomenbestände der beiden Spermienarten; vierte Reihe: Chromosomenbestand der einzigen Eizorte; fünfte Reihe: Chromosomenbestand der beiden Geschlechter. Nach Payne.

vier Komponenten, die nun auch in eine gemeinsame Platinmasse eingelagert erscheinen. Bald darauf verschmelzen gar beide Körper und erst vor der Teilung lösen sich wieder die Chromosomen von ihrer Platinbasis. Was all diese komplizierten Wandlungen zu bedeuten haben, ist noch ganz unklar. Man wird in der Folge das Augenmerk noch mehr als bisher auf diese Stadien zu richten haben.

Eine ganz merkwürdige Erscheinung, die hier erwähnt werden muß, sind die sog. überzähligen Chromosomen, die mehrfach bei Rhynchoten vorkommen, Chromosomen, die, in ihrer Zahl variabel, bis zu sechs, neben dem normalen Chromosomenbestand gelegentlich vorkommen. Sie verhalten sich ganz wie das Idiochromosomenpaar, das außer ihnen dem betreffenden Tier angehört, sie bleiben also wieder während der Synapsisphasen kompakt, teilen sich in der ersten Reifeteilung äquationell, in der zweiten reduktionell. Offenkundig haben sie aber keine Bedeutung mehr für die Geschlechtsbestimmung, sondern werden lediglich mitgeschleppt. Man hat eine geistvolle Hypothese aufgestellt, wie man sich ihre Entstehung denken könnte. Hier und da kommt es vor, daß beide Idiochromosomen gemeinsam in eine Spermatide gehen, so daß Spermien mit $\frac{n}{2}$ und mit $\frac{n}{2} + x + y$ gebildet werden. Befruchtet eines von der letzteren Sorte ein Ei, das natürlich $\frac{n}{2} + x$ führt, so entsteht ein Weibchen mit $n + 2x + y$ d. h. mit einem überzähligen Chromosom. Ein solches Tier wird nun auch zweierlei Eier erzeugen, je nachdem bei der Eireifung y im Ei verbleibt oder nicht, also solche mit $\frac{n}{2} + x$ und $\frac{n}{2} + x + y$. Die Befruchtung eines vom letzteren Typus mit einem Spermium $\frac{n}{2} + y$ würde ein Männchen nun mit einem überzähligen Chromosom geben, die mit einem anormalen Spermium $\frac{n}{2} + x + y$ würde Weibchen mit zwei überzähligen geben, von denen die Eier mit $\frac{n}{2} + x + 2y$ bei Besamung mit $\frac{n}{2} + y$ wieder Männchen entstehen ließen, die in der Spermatogenese zwei überzählige Chromosomen aufwiesen. Auf solche Weise könnten — mit zunehmender Unwahrscheinlichkeit — immer mehr y -Chromosomen infolge eines mangelhaft funktionierenden Teilungsmechanismus angehäuft werden, wenn nicht offenbar mit der Zeit eine Regulation einträte, dadurch, daß einzelne derselben allmählich in der Wachstumsperiode degenerieren.

Es liegt nahe, die drei Typen, die durch die Heuschrecken, Lygaeus und Acholla repräsentiert werden, genetisch in Zusammenhang zu bringen, indem man sich vorstellt, daß der erstere aus dem $x + y$ -Fall durch allmählichen Schwund das y abzuleiten ist, der letztere durch Zerfall des x in Unterabteilungen.

Stets war bisher das männliche Geschlecht dasjenige, dem durch seinen Spermatozoendimorphismus der Entscheid über das Geschlecht zustand, es war digamet, wie wir uns auszudrücken pflegen. Von vornherein liegt kein Grund vor, warum diese Eigenschaft stets nur an das eine Geschlecht gebunden sein soll, es könnte ebensogut bei anderen Tieren ein ähnlicher Mechanismus im Ovar ablaufen und zweierlei Eizellen nur eine indifferente Spermiesorte gegenüberstehen, ja auf züchtendem Wege erkannte Vererbungstatsachen machen dies beispielsweise bei den Schmetterlingen geradezu zu einem Postulat. Eine kurze Zeitlang glaubte man bei Echinodermen etwas Derartiges verwirklicht; die Weibchen sollten ein xy -Paar besitzen, wobei das eine haken-, das andere stäbchenförmig sei, die Männchen stets zwei hakenförmige. Diese Angaben sind inzwischen hinfällig geworden, aber es ist eine andere Untersuchung an ihre Stelle getreten, die eine Digametie des Weibchens bei den Lepidopteren tatsächlich beschreibt.

Bei *Phragmatobia fuliginosa* findet sich ein Paar von großen Chromosomen, die während der Wachstumsperiode nichts besonderes zeigen, aber in der Äquatorialplatte der Reifeteilung sich durch einseitigen Zerfall als ungleich bekunden, einem großen, balkenförmigen ungeteilten x -Chromosom liegen ein größeres und ein kleineres y -Chromosom gegenüber, die an Masse nahezu ebensoviel ausmachen. Je nach der Orientierung zum Außenpol der Spindel wird das x - oder die y -Chromosomen im Ei verbleiben. In der Spermatogenese finden sich zwei große x -Chromosomen, die sich im allgemeinen normal verhalten, wie das ja auch im monogametischen Weibchen der Fall ist. Sie konjugieren, aber weichen bis zur Prophase der Teilung wieder mehr oder minder auseinander, um erst kurz vor der Metaphase sich zu vereinigen. Jedes Spermium erhält ein x -Chromosom.

Es gilt also die Formel:

$$\text{♀} \frac{n}{2} + x \times \text{♂} \frac{n}{2} + x = n + xr = \text{♂}$$

$$\text{♀} \frac{n}{2} + yy \times \text{♂} \frac{n}{2} + x = n + x + yy = \text{♀}$$

Sicherlich kommt die Digametie im weiblichen Geschlecht auch sonst noch vor, wenn sie auch offenbar die viel weniger verbreitete Möglichkeit darstellt.

Wir wenden uns nun den eingangs schon angedeuteten Fragen zu, die uns die komplizierten Tatsachen des Generationswechsels zu stellen zwingen. Wie ist es zunächst zu erklären, daß ein befruchtetes Aphidenei stets nur Weibchen liefert, wenn doch wohl, wie bei allen anderen Hemipteren das Männchen auch männchenerzeugende Spermien produziert. Und wie kann der weibliche Chromosomenbestand der parthenogenetischen Sommergeneration plötzlich ohne Befruchtung Männchen liefern?

Die Aphiden besitzen Chromosomenverhältnisse nach dem Typus der Heuschrecken. Wenn also in den parthenogenetischen Weibchen sechs zu zählen ist, so liegen vier Autosome und zwei x-Chromosome vorn. Wir wissen bereits, daß die Reifung dieser Weibchen in der Abschnürung nur eines Richtungkörpers besteht, der keinerlei Pseudoreduktion vorausgeht (vgl. Fig. 117). Die sechs Elemente werden lediglich äquationell geteilt. Die Reifeteilung aber, die zum letztenmal eine parthenogenetische Entwicklung der Sommergenerationen einleitet, die also teils Männchen-, teils Weibchenbildung im Gefolge hat, verläuft in beiden Eisorten verschieden; in der letzteren ändert sich nichts, die befruchtungsbedürftigen Tiere bekommen $4 + xx$ mit, in der ersteren aber wird ein x-Chromosom eliminiert (für *Aphis oenotherae* beschrieben) und damit der Chromosomenbestand zu einem männlichen ($4 + x$). In der Samenbildung dieser Tiere aber kommt es weiterhin zu einer Regulation. Von den fünf Chromosomen konjugieren natürlich vier, so daß in die Spermatocyte 1. Ordnung drei Elemente kommen. Die Tetraden teilen sich auch ganz normal, das Monosom aber wandert, wie gewöhnlich, in nur eine Tochterzelle, nur daß es vorher Versuche macht, sich zu zerschnüren und auf beide Zellen zu verteilen, so daß es reichlich verspätet erst in einen der Tochterkerne eingeht. Nur diese, weibchenbestimmenden Bestand führende Spermatocyte 2. Ordnung teilt sich jetzt noch einmal in zwei Spermatiden mit je $2 + x$ -Chromosomen, die andere, deren Abkömmlinge die Entstehung von Frühjahrsmännchen bewirken würden, geht zugrunde (Fig. 136). Es ist nun außerordentlich interessant, zu sehen, daß über diese Degeneration schon sehr früh in der Spermatogenese entschieden wird. Während der Metaphase der ersten Teilung haben sich die Mitochondrien der Zelle bereits alle an einem Pole angehäuft und damit die überlebende Tochterzelle gekennzeichnet.

Bei der Teilung selbst wird diese noch weiterhin dadurch ausgezeichnet, daß sie einen ungleich größeren Plasmaanteil mitbekommt, so daß das Männchenchromatin nur in eine hinfällige Knospe gelangt. Wir werden so erinnert an die „Richtungskörperbildung“ im Drohnen- oder Wespenhoden, in welch letzterem ja auch aus einer Spermatocyte nur zwei Spermien hervorgehen, und man könnte daran denken, daß hier auch die männchenbildenden Spermien ausgeschaltet werden, da ja dieses Geschlecht sich dort nur aus unbefruchteten Eiern entwickelt. Bisher bestehen aber keine Angaben über Heterochromosomen im Hymenopterenhoden.

Die Schwierigkeiten, die sich boten, werden also durch überraschende zweckmäßige Regulationen behoben und unsere an Orthopteren und Hemipteren gewonnene Vorstellung von der Wirkungsweise der Heterochromosomen auf das glänzendste bestätigt.

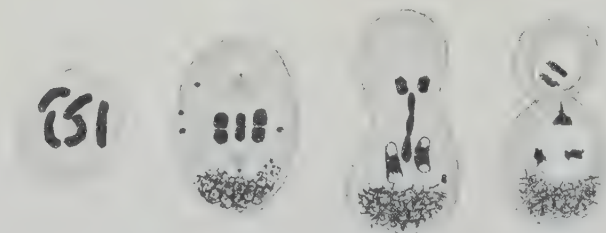


Fig. 136. Reifeteilungen im Hoden eines Aphidenmännchens.
Nach v. Baehr.

Im Prinzip gleich liegen die Dinge bei den sehr genau untersuchten amerikanischen Phylloxera-Arten. Auch hier stoßen wir auf ein rechtzeitiges Eliminieren des weiblichen Chromatinüberschusses aus den Männcheneiern, auch hier degenerieren die Spermatocyten, die zu Männchen führen würden.

Sogar über das Wesen des Hermaphroditismus können wir auf dem Wege der Chromosomenstudien einigen Aufschluß erlangen. *Angiostomum nigrovenosum*, ein Nematode, besitzt eine getrenntgeschlechtliche, freilebende und eine hermaphrodite, in der Froschlunge parasitierende Generation. Aus befruchteten Eiern entstehen hier also nicht ausschließlich Weibchen, sondern Zwitter. Die Weibchen besitzen zwölf, die Männchen elf Chromosomen — es liegt also wieder der Monosomtypus vor — die gereiften Eier führen sechs, die Spermien sechs und fünf Chromosomen. Hier degenerieren keine Spermatocyten oder Spermiden, sondern beiderlei Sorten gelangen wohlentwickelt in das weibliche Rezeptakulum. Zur Befruchtung gelangen aber nur

die mit sechs, denn die hermaphrodite Generation besitzt stets zwölf, also den weiblichen Bestand.

Diese Tiere nun erzeugen abwechselnd Eier und Samenzellen. Für ersteres besteht natürlich keinerlei Schwierigkeit, bei der Samenbildung aber stört das zweite, nur dem Weibchen eigene x-Element die Erzielung von zweierlei Spermien. Wie zu erwarten, wird es wieder, ähnlich wie bei der Aphideneireifung, hinausgeworfen. Dies geschieht aber erst sehr spät. Die erste Spermatocytenreifeteilung ist für beide eine Äquationsteilung, die zweite trennt beide voneinander und führt sie in je eine Tochterzelle, so daß es anfangs fast aussieht, wie wenn nur Spermien mit sechs Chromosomen, also Weibchenenerzeuger, entstünden. Während aber in einer Spermatide sich das Monosom mit den fünf Autosomen vereint, bleibt es in der anderen nahe der Zellgrenze liegen und gerät so in den Plasmarestkörper, den hier die Spermien abstoßen, ganz wie wir es bei *Ascaris* schon beobachteten und wie es auch alle anderen Nematoden tun.

In all den Fällen, wo wir nun einen Chromosomenmechanismus der Geschlechtsbestimmung aufgedeckt haben, wird das Geschlecht erst mit dem Augenblick der Besamung festgelegt; vorher ist die Eizelle als indifferent zu betrachten. Wir sprechen dann von einer syngamen Geschlechtsbestimmung. Eine Ausnahme haben wir hiervon bereits kennen gelernt. Bei Digametrie des Weibchens war schon vor der Besamung, mit dem Ablauf der Reifung, entschieden, ob aus dem Ei ein Männchen oder ein Weibchen sich bei nachfolgender Besamung entwickeln sollte. Das Geschlecht ist hier program bestimmt.

Bei wenigen Tieren nun ist dies schon viel früher, vor der Reifung, der Fall, nämlich dort, wo männchen- und weibchenenerzeugende Eier sich durch ihre Größe unterscheiden. Das kommt bei Rotatorien, bei *Dinophilus* und bei *Phylloxera* vor; durchweg sind hier die ersteren beträchtlich kleiner. *Phylloxera* besitzt nun aber gleichzeitig einen männchenbestimmenden Chromosomenmechanismus. Nur in den Zwergeiern wird das Zuviel weiblicher Chromosomen eliminiert. Es können also andere Faktoren, die außerhalb des Kernes im Plasma liegen, einer solchen Regulation übergeordnet sein. Das gleiche haben wir ja auch bei der Wanderung des Heterochromosoms während der ersten Reifeteilung im Aphidenhoden gesehen, wo wiederum eine Plasmastruktur bestimmend auf dieselbe eingewirkt hatte. Eine derartige Überordnung wird sich in der Folge auch zwingend aus der häufigen Verschiedenwertigkeit besonderer organbestimmender Plasmaregionen ergeben.

Daß die Aufdeckung solcher Mechanismen — wenn sie auch einen großen Fortschritt in der Ergründung des Geschlechtsbestimmungsproblems darstellte — noch nicht gleichbedeutend mit der Erklärung der letzten bestimmenden Ursachen ist, geht abgesehen von diesen Fällen vor allem aus der vielfach vorhandenen Möglichkeit hervor, das Geschlecht willkürlich zu bestimmen, wir müßten denn annehmen, daß dann Heterochromosomen fehlen und von Grund auf andere Faktoren maßgebend sind.

Wenn wir in der Lage sind, das Auftreten von Männchen und befruchtungsbedürftigen Weibchen bei den Aphiden durch Änderung äußerer Faktoren zu beschleunigen oder hintanzuhalten, so kann das nichts anderes bedeuten, als daß wir damit physiologische Zustände in den Tieren und damit in den Eiern erzeugen, die normalerweise erst später oder früher einsetzen und die eben das Ausstoßen eines Heterochromosoms notwendig im Gefolge haben. Ähnlich mag es bei den Rotatorien und Daphnien sein, von denen wir allerdings nicht wissen, ob sie Heterochromosomen besitzen.

Eine fast völlige Beherrschung der Geschlechtsbestimmung ist uns bei den Fröschen und bei *Bonellia* möglich. Bei ersteren erzeugt ein hoher Grad von Überreife der Eier einen bedeutenden Überschuß, ja gelegentlich 100 % Männchen. Wir können uns hier wieder sehr wohl vorstellen, daß damit Veränderungen im Eireifungsmodus, der erst nach dem Eindringen des Spermiums zum Abschluß gelangt, sekundär erzwungen werden, die einen allgemeinen Verlust der y-Chromosomen zur Folge haben, wobei weiterhin die Annahme notwendig wäre, daß die Amphibien im weiblichen Geschlecht digamet sind; die Tatsache, daß in den z. T. sehr sorgfältig untersuchten Spermatogenesen keine Heterochromosomen zu finden waren, spräche dafür.

Handelt es sich hier überall noch genau genommen um eine progame Bestimmung, so ist dies unter Umständen ebenfalls bei den Fröschen nicht mehr der Fall. Sie kann ausgesprochen epigam werden, indem sowohl im Freien als auch im Experiment Stämme mit indifferenten Jugendformen vorkommen, deren Geschlechtsdrüsen, anfangs vom Charakter jugendlicher Ovarien, sich zum Teil noch im Hoden umzuwandeln vermögen. Um auch dies — Digametie des Weibchens voraussetzend — unter den Gesichtspunkt der chromosomalen Determination zu bringen, müßte man die allerdings schon wesentlichen Schwierigkeiten bezeugende Hypothese aufstellen, daß bei solchen indifferenten Tieren das Chromatin das der Weibchen ist und daß es unter Umständen — im ganzen Körper oder nur in den Gonaden —

durch Substanzgewinn auf den männlichen Bestand erhöht wird. Aber wir haben ja schon bei *Angiostomum* erlebt, daß Tiere mit $2x$ Zellen mit x produzieren und für *Creseis* (Pteropoden) ist ein komplizierter Chromosomenzyklus beschrieben worden, bei dem Übergänge von einem Heterochromosomentypus zum anderen sogar durch plötzliches Anwachsen oder durch Substanzverlust vorkommen.

Derartige Vorgänge könnten also einer metagamen Bestimmung recht wohl zugrunde liegen und auch auf *Bonellia* und den *Inachus*-Fall Anwendung finden.

Bonellia viridis ist bekanntlich in beiden Geschlechtern außerordentlich verschieden gestaltet. Die Männchen sind mikroskopisch klein und leben geschlechtsreif im Anfangsdarm des großen Weibchens. Als junge Larven aber schwimmen alle Tiere frei herum und nur die werden zu parasitierenden Männchen, die in ihrer Jugend Gelegenheit haben, sich auf dem Rüssel eines alten Weibchens festzusetzen; die dagegen in steter Bewegung bleibenden ergeben Weibchen; vorher aber sind die Larven indifferent oder, wahrscheinlich richtiger, sind latente Zwitter, besitzen die Tendenz zu beiden Geschlechtern in sich, ähnlich den erwähnten Froschkulturen. Vitalfärbungen haben sehr wahrscheinlich gemacht, daß die Bedeutung der festsitzenden Periode in einer Stoffaufnahme aus dem Weibchen besteht, die den Entscheid über die Richtung der Weiterentwicklung mit sich bringt, also, wenn wir uns einen Chromosomenmechanismus auch hier vorstellen wollten, ein x -Chromosom wenigstens in den Geschlechtszellen lähmt oder ausschaltet. Sie läßt sich auch experimentell sehr schön dartun, indem am Festsitzen verhinderte Tiere stets Weibchen geben, nach kurzer Zeit, wenn der Einfluß des alten Tieres noch kein genügend durchgreifender war, gelöste aber Zwitter der mannigfachsten Abstufung.

Um eine epigame Umstimmung handelt es sich weiterhin, wenn männliche Krabben (*Inachus*) infolge einer Kastration durch die parasitische *Sacculina* Eier entwickeln und auch äußerlich weibliche Charaktere bekommen, während der umgekehrte Prozeß nie vorkommt.

Ziemlich häufig kommen abnormerweise in der Natur Zwitter vor, derart, daß in einer Geschlechtsdrüse lokal begrenzt, oft auf ein Minimum beschränkt, Zellen des anderen Geschlechts entstehen. Das müßte, wenn nicht auch ein y -Chromosom zu einem x -Chromosom heranwachsen kann, stets nur im monogameten Geschlecht der Fall sein, wo ein Substanzschwund das Geschlecht ändern könnte, was aber nur z. T. zuzutreffen scheint, indem Eier vor allem im Hoden

vieler Arthropoden auftreten, so bei *Astacus*, Spinnen, *Blatta*, Hodengewebe dagegen im Echinodermenovar mehrfach gefunden wurde.

Viel Beifall hat in neuerer Zeit eine Auffassungsweise des Geschlechtsbestimmungsproblems geerntet, die von der Existenz gleicher bzw. ungleicher Chromosomenpaare in den Geschlechtern ausgeht und unsere mendelistischen Erfahrungen heranzieht. Sie sieht in der Befruchtung die Kreuzung eines homozygoten mit einem heterozygoten Elter, also das gleiche, was bei der Rückkreuzung eines Bastardes aus F_1 mit einem seiner Eltern vor sich geht. Damit harmoniert das Zahlenverhältnis 50 : 50, in dem beide Eigenschaften, Männlichkeit und Weiblichkeit in den Nachkommen im allgemeinen vertreten sind, das allerdings sehr oft beträchtliche unerklärte Abweichungen erleidet. In seinen Konsequenzen aber deckt sich eine in dieser Form vertretene mendelistische Interpretation der Geschlechtsbestimmung nicht ohne weiteres mit dem Chromosomengeschehen.

Durch geistreiche Hypothesen hat man dieselbe neuerdings weiter ausgebaut und so manche Schwierigkeit umgangen; sie hier zu verfolgen, würde uns aber zu weit von unserem morphologisch-deskriptiven Boden entfernen.

MATERIAL UND TECHNIK

Heuschreckenhoden, Gryllenhoden, Wanzenhoden.

Zum Studium der Heterochromosomen sind in erster Linie gute Eisenhämatoxylinpräparate nötig. Wir verwenden Hoden von Heuschrecken und Gryllen, um Monosome zu beobachten, von Wanzen, um den Idiochromosomenfall kennen zu lernen. Von ersteren sind die großzelligen *Akridium*-, *Oedipoda*-, *Psophus*-, *Tryxalis*-Arten und viele andere sehr geeignet. Wir haben sie ja schon als Einführung in das Reduktionsproblem verwendet (vgl. S. 69). *Locusta viridissima* und *Decticus* besitzen viel kleinere Zellen und kommen daher erst in zweiter Linie in Frage. Wenn sich *Orphanidia denticauda* bietet, versäume man nicht, das hier riesenhafte Monosom anzusehen. Die Hodenzellen von *Gryllus* sind nicht sehr groß, aber, da das Heterochromosom sich durch seine U-förmige Gestalt und seine relative Größe von den Autosomen sehr auszeichnet, ist es, zumal wo es in den Vermehrungsteilungen nachschleppt, leicht aufzufinden. Die Tiere sollen durchweg vor ihrer Fortpflanzungsperiode schon gesammelt werden oder zu Beginn derselben, damit nicht ein zu großer Teil der Geschlechtsdrüse von reifen Spermien erfüllt ist.

Statt *Lygaeus* können wir auch *Syromastes* oder *Pyrrhocoris* benützen.

Literatur

- Baehr, W. B. v.** *Die Orogenese bei einigen viviparen Aphiden und die Spermatogenese von Aphis saliceti mit besonderer Berücksichtigung der Chromatinverhältnisse.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 3. 1909.
- Baltzer, F.** *Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia.* Mitt. Zool. Station Neapel. Bd. 22. 1914.
- Boveri, Th.** *Über „Geschlechtschromosomen“ bei Nematoden.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 4. 1910.
- — *Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Beobachtungen an Rhabditis nigroviridis.* S. B. phys. med. Ges. Würzburg. 1911.
- Brunelli, G.** *La spermatogenesi del Gryllus desertus Pall.* Atti Accad. Lincei. Mem. (5), Vol. 7. 1909.
- Buchner, P.** *Das akzessorische Chromosom in Spermatogenese und Orogenese der Orthopteren, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Reduktion.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 3. 1909.
- Correns, C. u. Goldschmidt, R.** *Die Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes.* 2 Vorträge. Berlin 1913.
- Davis, H. G.** *Spermatogenesis in Acrididae and Locustidae.* Bull. Mus. comp. Zool. Harvard. Coll. Vol. 53. 1908.
- Edwards, C. L.** *The idiochromosomes in Ascaris megalocephala and Ascaris lumbricoides.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 5. 1910.
- Groß, J.** *Die Spermatogenese von Phyrhocoris apterus L.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 23. 1907.
- — *Heterochromosomen und Geschlechtsbestimmung bei Insekten.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 32. 1912.
- Hertwig, R.** *Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen.* Biol. Zentralblatt. Bd. 32. 1912.
- Jordan, H. E.** *The spermatogenesis of the Opossum (Didelphys virginiana).* Arch. f. Zellforsch. Bd. 7. 1911.
- Mc Clung, C. E.** *The accessory chromosome-sex-determinant?* Biol. Bull. Vol. 3. 1902.
- Montgomery, T. H. jr.** *Chromosomes in the spermatogenesis of the Hemiptera heteroptera.* Trans. Amer. phil. Soc. Vol. 21. 1906.
- — *The spermatogenesis of an Hemipteron, Euschistus.* Journ. Morph. Vol. 22. 1911.
- Morgan, T. H.** *A biological and cytological Study of sex determination in Phylloxera and Aphids.* Journ. exper. Zool. Vol. 7. 1909.
- Morril, C. V.** *The chromosomes in the oogenesis, fertilization and cleavage of Coreid Hemiptera.* Biol. Bull. Vol. 19. 1910.
- Payne.** *The chromosomes of Acholla multispinosa.* Biol. Bull. Vol. 18. 1910.
- Schellenberg, A.** *Das akzessorische Chromosom in den Samenzellen der Lokustide Diastemma marmorata de Hahn.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 11. 1913.
- Schleip, W.** *Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum nigroviridis. Ein Beitrag zur Kenntnis der Beziehungen zwischen Chromatin und Geschlechtsbestimmung.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 7. 1911.
- — *Geschlechtsbestimmende Ursachen im Tierreich. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie.* Bd. 3. 1912.

- Seiler, J.** Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepitopteren. Arch. f. Zellforsch. Bd. 13. 1914.
- de Sinety, R.** Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes. La Cellule. Vol. 19. 1901.
- Stevens, N. M.** *Studies on the spermatogenesis with especial reference to the „accessory chromosome.“* Publ. Carnegie Inst. Nr. 36. 1905.
- — *Studies in spermatogenesis II. A comparative study of the spermatogenesis of the heterochromosomes in certain species of Coleoptera, Hemiptera and Lepidoptera, with especial reference to sex determination.* Ebendort. Nr. 36. II. 1906.
- Wassilieff, A.** Die Spermatogenese von *Blatta germanica*. Arch. mikr. Anat. Bd. 70. 1907.
- Wilson, E. B.** *Studies on chromosomes I. The behavior of the idiochromosomes in Hemiptera.* Journ. exper. Zool. Vol. 2. 1905.
- — *Studies II. The paired microchromosomes, idiochromosomes and heterotropic chromosomes in Hemiptera.* Ebenda. Vol. 2. 1905.
- — *Studies III. The sexual differences of the chromosome group in Hemiptera, with some considerations on the determination and heredity of sex.* Ebenda. Vol. 3. 1906.
- — *Studies IV. The „accessory“ chromosome in Syromastes and Pyrrhocoris, with a comparative review of the types of sexual differences of the chromosome groups.* Ebenda. Vol. 6. 1909.
- — *Studies V. The chromosomes of Metapodius. A contribution to the hypothesis of the genetic continuity of chromosomes.* Ebenda. Vol. 6. 1909.
- — *Studies VI. A new type of chromosome combination in Metapodius.* Ebenda. Vol. 9. 1910.
- — *Studies VII. A review of the chromosomes of Nexara with some more general consideration.* Journ. Morph. Vol. 22. 1911.
- — *Studies VIII. Observations on the maturation-phenomena in certain Hemiptera and other forms, with considerations on synapsis and reduction.* Journ. exp. Zool. Vol. 13. 1912.
- Zarnik, B.** Über den Chromosomeneyklus bei Pteropoden. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1911.
-

17. Kapitel

Oligopyrene und apyrene Spermien und ihre Genese

Seit langem ist bekannt, daß bei einer Anzahl von *Prosobranchiern* neben den normalen Spermien regelmäßig anders gebaute vorkommen, die teils mehr oder minder den gewohnten Spermientypen ähneln, teils ganz absonderliche Formen und unter Umständen enorme Dimensionen besitzen. Die sich aufdrängende Frage über deren Funktion aber ist bis heute unbeantwortet geblieben, obwohl wir nun eingehende Kenntnisse über ihre Genese bei mehreren Arten besitzen. Trotzdem müssen wir ihnen hier einen besonderen Platz einräumen, denn daß die wiederholt geäußerte Auffassung zu

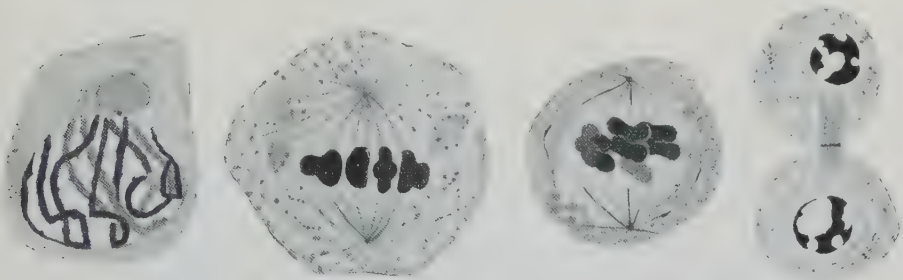


Fig. 137. Bukettstadium und beide Reifeteilungen der normalen Reihe bei *Paludina*. Nach Meves.

Recht besteht, es könne sich um eine wertlose, abortive Einrichtung handeln, erscheint bei der großen Komplikation, die diese Zellen erreichen können, bei ihrer neuerdings nachgewiesenen Befruchtungsfähigkeit, bei der zum Teil lebhaften Beweglichkeit ausgeschlossen. Vielmehr bietet uns die Entwicklung dieser Zellen heute schon eine Summe zytologischer Details von allgemeinerem Interesse.

Als eingehender zu behandelnde Beispiele seien die Süßwasserschnecke *Paludina* und der marine röhrenbewohnende *Vermetus* gewählt.

Die Genese der normalen Spermien von *Paludina* bietet uns nichts Ungewohntes. Von dem die Spermatogonien tragenden Keim-

lager fallen die Spermatocyten 1. Ordnung in das freie Lumen, machen hier ein leptotänes und pachytänes Bukettstadium durch, bilden 7 Tetraden aus, die die gewohnten beiden Reifeteilungen erleiden und liefern die normalen Spermien, die wir schon kennen gelernt

haben, mit einem Spitzenstück, einem korkzieherartig gedrehten Kopf, einem sehr langen, von Mitochondrien umhüllten Mittelstück und einem relativ kurzen nackten Schwanzfaden. Kopf und Mittelstück scheidet ein feiner Ring, vor dem ein Knöpfchen liegt, beides Zentriolderivate (Fig. 137 und Fig. 138).

Dazwischen finden sich aber nun Zellbilder, die nicht in diese Entwicklungsreihe passen (Fig. 139). Ein Teil der Spermatogonien wächst über die normale geringe Wachstumsperiode hinaus zu Riesenspermatocyten heran. Da sie anfangs noch mit dem Keimlager verbunden in das Lumen ragen, nehmen sie Birnenform an, nach der Loslösung werden sie rund. In gleichem Maße wachsen hiebei Kern, Plasma und die beiden in einer verdichteten Plasmazone liegenden Zentriole, die sich auch in der Normalreihe dort finden, wohin im Kern die Bukettschleifen konvergieren. In diesen Riesenzellen aber wird nun kein Bukettstadium durchgemacht, sondern nach einer schwachen vorübergehenden unipolaren Orientierung durchzieht das Kerngerüst unregelmäßig den Kern. Mit diesem Ausfall harmoniert auf das beste, daß in den nun eintretenden Vorstadien einer Teilung die Chromomen nicht reduziert erscheinen. Es liegt also

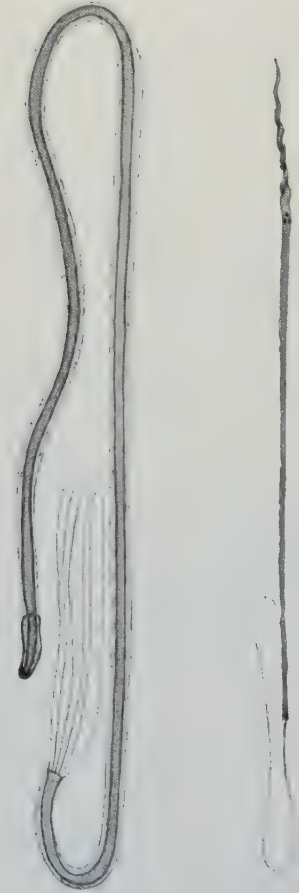


Fig. 138. Oligopyrenes und eupyrenes Spermium bei Paludina. Nach Meves.

ein weiterer Beweis für die Bedeutung der Bukettstadien für die Tetradenbildung vor, wie er auch bei der physiologischen Parthenogenese und im Drohnenhoden sich fand.

Die Zentralkörperchen wachsen währenddem zu zwei mächtigen Kugeln heran, und eine maulbeerförmige Kontur kündigt bald

einen Zerfall in einzelne Tochterzentriole an, nachdem das umhüllende Idiozom schon vorher in Brocken zerfallen ist, die in der Folge schwinden. Die von den beiden Mutterzentriolen stammenden Zentriole rücken in zwei geschlossenen Haufen an die Pole des sich lösenden Kernes und veranlassen diesen zu einer insofern nicht regelrecht durchgeführten Teilung, als eine Äquatorialplatte unter-

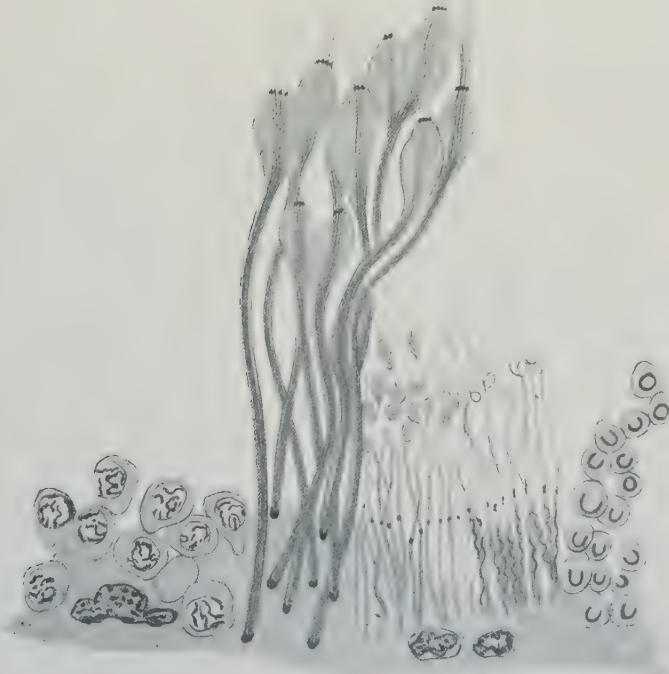


Fig. 139. Bildung von eupyrenen und oligopyrenen Spermien nebeneinander (Paludina). Nach Meves.

drückt wird und die durch Längsspaltung entstandenen 28 Tochterchromosomen sich sogleich in zwei Tochtersterne gruppieren (Fig. 140). Während nun aber in der Normalreihe am Ende der Teilung sieben Dyaden einen geschlossenen Kern bilden, dem zwei punktförmige Zentren für die nächste Teilung anliegen, zerstreuen sich hier die 14 Chromosomen im Plasma der Tochterzellen und bilden kleine Teilkernchen, Karyomeriten, aus, deren Chromatin meist recht kompakt einer Seite der Vakuole anliegt; nur in einigen von ihnen entfaltet sich ein normales lockeres Kernretikulum, natürlich begleitet von

einer entsprechenden Volumenvergrößerung. Es scheint sich dabei stets um 4 Chromosomen zu handeln, die schon vorher nicht wie ihre Genossen die Neigung zeigten, sich von der Stelle zu entfernen, an der normalerweise der einzige neue Kern hätte entstehen müssen.

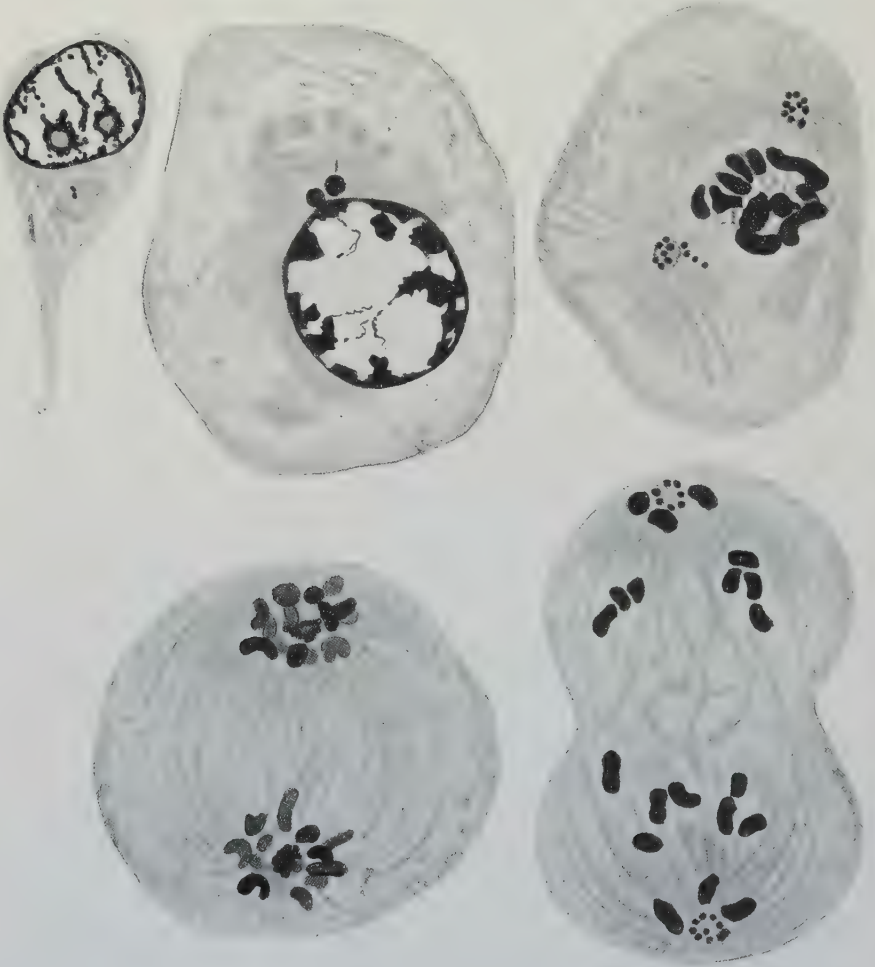


Fig. 140. Wachstum und Teilung der Spermatocyte erster Ordnung aus der abnormen Reihe bei *Paludina*. Nach Meves.

Dem typischen Verhalten nähern sie sich auch noch darin, daß sie die Tendenz, zu verschmelzen, noch besitzen und oft nur drei, zwei oder einen Kern bilden.

Die Zentriolhaufen lockern sich während dieser Rekonstruktionsversuche, und die einzelnen sich zerstreuenden Zentren wandern

schließlich ganz an die Peripherie der Zelle (Fig. 141 *a, b*). Diese Ortsveränderung bedeutet den Beginn der zweiten Teilung, bei der sich die Anomalien noch beträchtlich steigern sollen. In den Kernen mit gelockertem Chromatin kondensieren sich die eingegangenen Chromosomen,

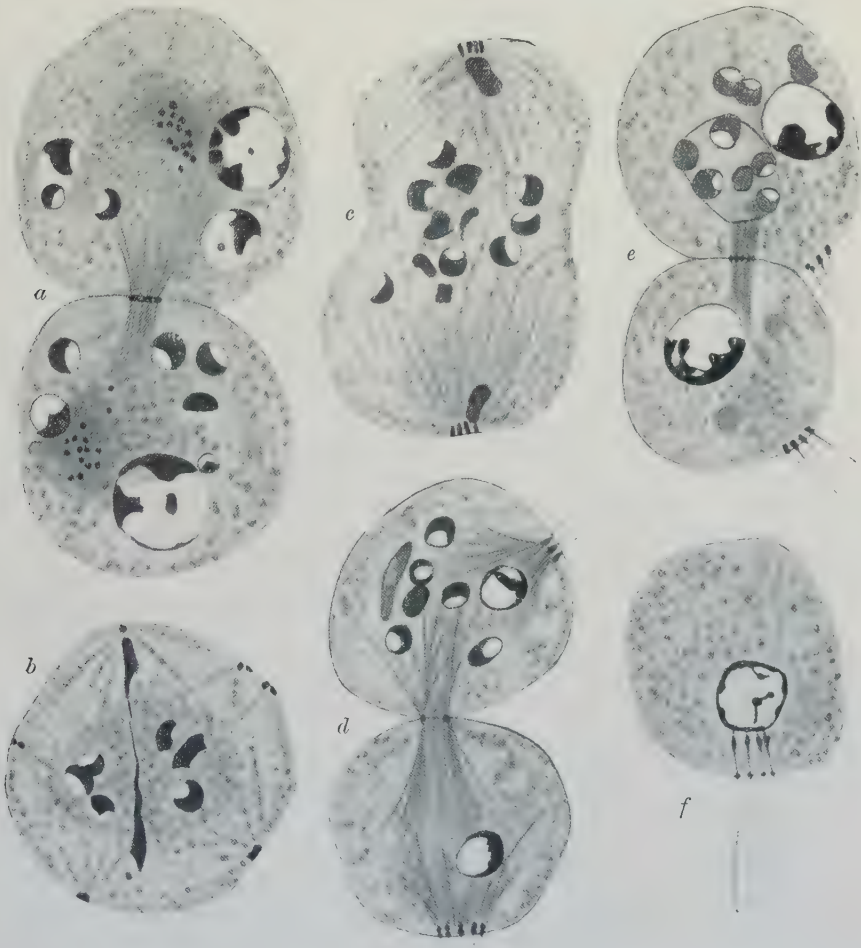


Fig. 141. Spermatocyte zweiter Ordnung und ihre Teilung in Spermatiden der abnormen Reihe. Nach Meves.

die auch jetzt ein anderes Schicksal erleiden. Die übrigen beteiligen sich überhaupt nicht mehr an der Mitose, sie werden in einer merkwürdigen Hülle isoliert und gelangen als geschlossene Gruppe wahllos in eine der beiden Tochterzellen (*e, d*). Nur die in ihrem Verhalten bisher

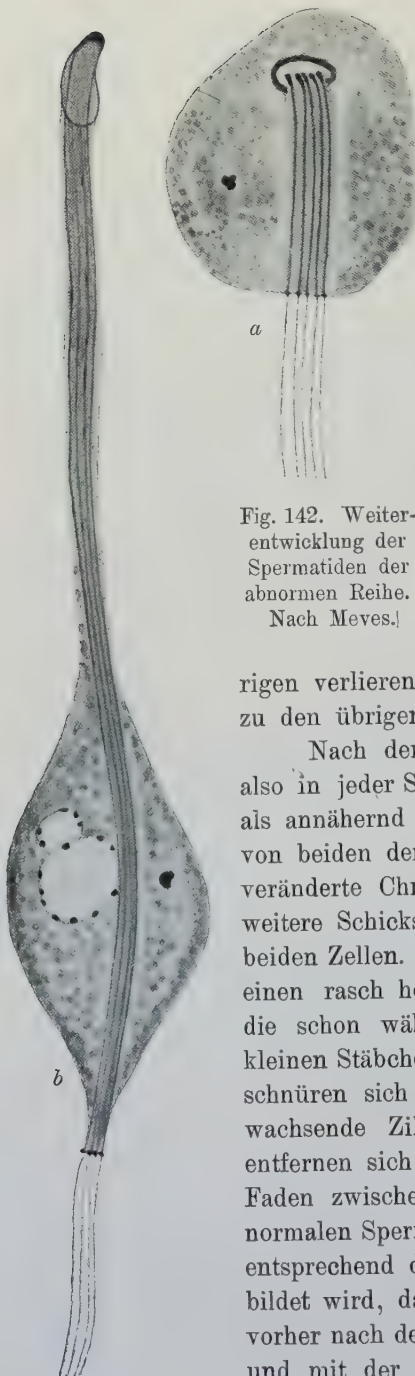


Fig. 142. Weiterentwicklung der Spermatiden der abnormen Reihe.
Nach Meves.

etwas normaleren Chromosomen werden von den ins Zellinnere ziehenden Radien der peripheren Zentren erfaßt und längs ihres oft deutlichen Spaltes auseinandergezogen. Ob jedesmal alle vier dieses Schicksal erleiden, steht allerdings nicht fest. In der Folge wird nur eines von ihnen besonders ausgezeichnet. Denn, wenn nun die vielpolige Figur in eine zweipolige dadurch übergeht, daß die Zentren sich aufs neue in zwei einander gegenüberliegenden

Gruppen anordnen, so sieht man jederseits nur ein Chromosom bei dieser Wanderung mitgezogen, das als ein gedrungener Stab den Zentralkörpern dicht anliegt. Die übrigen verlieren sich im Plasma oder gesellen sich zu den übrigen untätigen Chromosomen.

Nach der Zerschnürung des Zelleibes liegt also in jeder Spermatide ein Chromosom, das sich als annähernd normal bekundet hat, und in einer von beiden der von der „1. Reifeteilung“ her unveränderte Chromosomenhaufen (Fig. 141*e*). Das weitere Schicksal ist aber trotzdem ein gleiches in beiden Zellen. Das Chromosom lockert sich, bildet einen rasch heranwachsenden Kern; die Zentren, die schon während ihrer letzten Wanderung zu kleinen Stäbchen, 12 an der Zahl, geworden waren, schnüren sich quer durch und lassen allmählich wachsende Zilien sprossen, die Tochterzentriole entfernen sich voneinander und spannen je einen Faden zwischen sich aus, wie wir dies von der normalen Spermiogenese her kennen, nur daß hier, entsprechend der Vielzahl, ein ganzes Bündel gebildet wird, das den unichromosomalen Kern, der vorher nach der Zellmitte abrückte, wieder erreicht und mit der Zelloberfläche verbindet. Dann ver-

ichtet er sich wieder, wird napfförmig eingedrückt und endlich zu einem kappenförmigen Aufsatz auf dem Mittelstück, das inzwischen von der Streckung der Zelle begleitet und mit regelmäßigen quergereichten Mitochondrieneinlagerungen ausgestattet zu einem gewaltigen Organ des Spermiums geworden ist, und seine typische Wurmform bedingt. Die Geiseln wachsen relativ wenig und sitzen als ein Wimperbüschel dem Mittelstück auf. Sind die nicht zum Aufbau des Kopfes verwendeten Chromosomen in die Spermatide eingegangen, so findet man sie während der Streckung noch eine Zeitlang im Plasma, sie schwinden aber schließlich spurlos (Fig. 142).

Man hat solche Spermien, die einen herabgesetzten Chromatinbestand führen, als oligopyrene bezeichnet. Bis zu einem gewissen Grad ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Bythinia*, einem weiteren einheimischen Prosobranchier. Auch hier fallen die Bukettstadien in der atypischen Reihe aus, ein besonderes Wachstum gegenüber der typischen fehlt allerdings auch. Bei der ersten Teilung kommt es nun schon zu einer Sonderung von vier besonders ausgezeichneten Chromosomen von den übrigen, indem diese sich zu einem dichten Klumpen zusammenballen und allein in eine der Tochterzellen rücken. Diese hyperpyrene Spermatocyte 2. Ordnung teilt sich nicht weiter und geht unter schwachen Anläufen zu einer Spermienbildung zugrunde. Die Schwesterzelle aber teilt sich nochmals und mit ihr die 4 Chromosomen, so daß 2 Spermatiden entstehen mit je 2 Chromosomen. Diese entwickeln sich zu sehr unscheinbaren, aber lebhaft beweglichen Spermien, in deren Kopf die beiden Chromosomen eingehen.

Der weitere Süßwasserprosobranchier *Valvata piscinalis* ist hermaphrodit und ihm fehlt interessanterweise die oligopyrene Sorte.

Die Entstehungsweise der zweierlei Samenzellen bei Murexarten, bei *Nassa* und *Triton* fügt sich auch eng an den Paludinatypus an, und auch bei *Cerithium* hat sich gezeigt, daß ein Chromosom alle anderen wenigstens lange Zeit überdauert. Die Chromatinelimination steigert sich aber hier bereits. Denn auch dieses eine Chromosom schwindet noch, so daß apyrene Spermien entstehen, welche nur noch Umwandlungsprodukte der chromosomalen Substanz besitzen, die wir nicht mehr als Chromatin bezeichnen dürfen.

Neben den Mollusken sind die Schmetterlinge die einzige Gruppe, die einen derartigen Spermindimorphismus besitzt. Hier scheint er weiter verbreitet zu sein, als man anfangs annahm, ja wahrscheinlich ist er allen Schmetterlingen eigen. Hier fehlen unter Umständen

auch solche Endprodukte des Chromatins. Bei *Pygaera* werden beide Teilungen noch recht regelmäßig unter Beteiligung aller Chromosomen durchgeführt, nur das Fehlen der einheitlichen Ruhekerne und die Tendenz der an deren Stelle entstehenden zahlreichen Karyomeriten, sich in der Zelle zu zerstreuen, erinnert an *Paludina*. Aber in der Spermatide gleiten die Teilkerne längs des Mittelstücks nach hinten, werden chromatolytisch verändert und schwinden, indem sie möglicherweise mit dem überschüssigen Plasma abgestreift werden. Das Spermium besteht so nur aus einem terminalen Zentriol, einem langen, mit Mitochondrien beladenen Mittelstück und der Schwanzgeißel.

Da sichtlich die Chromosomen in ihrer vererbungsgeschichtlich bedeutsamen Intimstruktur für die fragliche Funktion der oligo- und apyrenen Spermien keinerlei Bedeutung haben und deshalb nicht nur die Tetradenbildung unterbleibt, sondern auch der Teilungsmodus der beiden Mitosen ein weniger präziser wird, darf es nicht verwundern, wenn die Linie zum Atypischen sich fortsetzen läßt durch Tiere, bei denen die zweite Teilung ganz ausfällt, und endlich solchen, bei denen beide unterdrückt werden. Es kann also eine Spermatogonie vier, zwei oder gar nur ein Spermium liefern.

Bei *Conus mediterraneus* hat man gefunden, daß die der Spermatoocyte 1. Ordnung entsprechende Zelle die verschiedensten Wege einschlägt, um sich ihres Chromosomenmaterials zu entledigen. Es kann sich der verblassende Kern einfach allmählich auflösen, er kann ähnlich wie bei einer Teilungsvorbereitung stark chromatisch werden, in Karyomeriten zerfallen und dann erst sich auflösen oder die Erinnerung geht so weit, daß chromosomenartige Klumpen gebildet werden, zu deren Teilung die Zelle aber nicht mehr die nötige Energie besitzt. Auch sie degenerieren auf dem Wege über hypochromatische Bläschen. Es ist von beträchtlichem Interesse für die Physiologie der Teilung, daß nun diese Gebilde sich noch in zwei gleiche Teile zerschnüren, obwohl ihnen Chromosomen und Spindelapparate fehlen und einzig zerstreute ringförmige Mitochondrien sich in ihnen nachweisen lassen. Die Teilprodukte besitzen merkwürdigerweise auch noch formbildende Fähigkeiten. Die Zelle nimmt, gestützt durch oberflächlich eingelagerte, von den Mitochondrien gebildete Fibrillen gedrungene Spindelform an, die beiden wohl auch vorher stets vorhandenen Zentriole bilden zwei im Innern verankerte Geißeln und im Plasma treten charakteristische Vakuolen auf. Das ganze Gebilde aber ist trotzdem völlig starr und unbeweglich.



Fig. 143. Entwicklung des apyrenen Spermiums aus einer Spermatocyte erster Ordnung bei Vermetus.
Nach Kuschakewitsch.

Vermetus sei als Vertreter der Gruppe gewählt, die ganz ungewöhnlich gebaute Spermien direkt aus den Spermatogonien hervorgehen läßt (Fig. 143). Hier besteht die erste Veränderung in der atypischen Entwicklungsreihe ganz ähnlich wie bei Paludina in einem beträchtlicheren Anwachsen der Zelle, in deren Plasma sich auch ein die Zentriole umhüllendes Idiozom findet. Wie dort vermehren sich die Zentriole zu einem ganzen Haufen, während der Kern die Teilung einleitet. Dies besteht in der Ausbildung dichter Ringe und Quadrate, die Kernmembran löst sich auf, aber die chromatischen Elemente zerstreuen sich im Plasma, ohne daß eine mitotische Figur zustande kommt (*a—d*). Nur ganz ausnahmsweise kommt es zu weitergehenden Stadien. Man trifft hie und da auf eine regelmäßige Ausbildung von längsgespaltenen Chromosomen, ja auf die Anlage einer Spindel. Weiter aber scheint sich der Prozeß nie zu entwickeln. Es setzt vielmehr auf alle Fälle die Umbildung zum Spermium ein. Die Zentriole teilen sich, spannen hiebei feine Fäden zwischen sich aus, um einem allmählich sich dicht zusammenschließenden Fibrillenbündel den Ursprung zu geben. Die Zelle streckt sich spindelförmig, nachdem sie so, ähnlich wie bei Conus, ein formgebendes Element, wenn auch von anderer Lage und Herkunft, gebildet hat. An den beiden spitzen Enden durchbrechen die Fasern die Zelle und wachsen zu langen, spitz endenden Gebilden aus, die die Größe des Zellkörpers am Ende um ein Mehrfaches übertreffen (*e, f*).

Das Schicksal der in der Zelle verstreuten Chromatinbrocken ist wiederum das der völligen Auflösung. Während der Fibrillenbildung sammeln sie sich mehr in der Mitte längs den Fasern. Gleichzeitig treten wechselnd große Vakuolen auf. Sie nehmen solche Ausdehnung an, daß das ursprüngliche Spermatidenplasma nur noch scheidewandartig zwischen ihnen erhalten bleibt. Der feinwabig bei der Fällung erscheinende Eiweißinhalt beginnt kompaktere, größere und kleinere Kugeln auszuscheiden, die sich intensiv färben und als ausgedehnte deutoplasmatische Ablagerungen auch das fertige Spermium erfüllen. Das ehemalige Kernchromatin stellen immer kleiner werdende und am Ende des Bildungsprozesses nicht mehr zu findende Körnchen dar, die sich, ihre Lage längs der Faserachse beibehaltend, zu gewissen Zeiten auch an deren Bildung zu beteiligen scheinen. Das reife Riesenspermium ist völlig unbeweglich.

Wenn wir nun den ganzen Tatsachenkomplex überschauen, dann fällt uns zunächst die außerordentliche Variabilität der Bildungsvorgänge sowohl der einzelnen Formen untereinander als auch inner-

halb einer Spezies auf. Es wird uns hier durch Vergleich und Reihenbildung wieder einmal die Existenz noch fluktuierender, nicht in strenger, erblich fixierter Weise sich abspielender Prozesse im Zellgeschehen verdeutlicht. Wir werden lebhaft an die ja ebenfalls verschiedene Etappen einer Rückbildung darstellenden Varianten in der „Richtungskörperbildung“ der Hymenopterenspermatocyten oder der Reifung parthenogenetischer Eier erinnert. Der Weg, den die Reihe einschlägt, lehrte uns, daß bei der fraglichen Funktion der Chromosomenbestand überflüssig ist. Als wirksam kommen nur Teilungsorganelle, Mitochondrien und weiter spezifische Eiweißkörper, die im Zusammenhang mit der Chromatolyse entstanden, in Frage.

Das Wenige, was wir über die Befruchtungsfähigkeit der Gebilde wissen — es bezieht sich auf *Aporrhais* —, gibt uns keine nähere Auskunft über ihre Bedeutung. Alle Eier werden hier mit dem normalen Spermium befruchtet und von dessen Zentriol zur Teilung angeregt. Sie bekommen auch sämtlich mit diesem väterliches Mitochondrium. In einigen wenigen Fällen bohrt sich nun obendrein das apyrene Spermium einen Kanal in das Ei, aus dem es aber nach einiger Zeit degenerierend ausgestoßen werden soll. Es bliebe uns dann nur übrig, eine vorübergehende chemische Beeinflussung des Eies anzunehmen, deren Wirkung uns völlig unbekannt ist. An eine spezifische geschlechtsbestimmende Einrichtung zu denken, wie es mehrfach geschah und wozu auch das Fehlen der zweiten Sorte bei *Valvata* drängt, geht deshalb nicht gut an, weil das Geschlechtsverhältnis bei *Aporrhais* genau 50 : 50 ist, obwohl nur 1 apyrenes auf 9 normale Spermien kommt und die letzteren ungleich leichter eindringen. Bei den ganz starren Riesenspermien von *Vermetus* endlich scheint eine Besamung fast ausgeschlossen. Eine ganz allgemeine chemische Beeinflussung des Eies durch spezifische, ihnen zu dankende Eigenschaften des Ejakulates anzunehmen, bleibt dann fast die letzte Möglichkeit, der rätselhaften Erscheinung eine vorläufige Deutung zu geben. Die Lösung der Frage bleibt Experimenten vorbehalten, die technisch vor allem deshalb äußerst schwierig sind, weil die entscheidenden Vorgänge sich bei den meisten dispermen Tieren tief im Mutterleibe abspielen.

MATERIAL UND TECHNIK

Paludina, *Vermetus*.

Die Präparation der Gonaden bietet bei den hartschaligen marinen Schnecken einige Schwierigkeiten. Es gilt hiebei das Ge-

häuse zu entfernen, ohne das Tier zu verletzen. Man verwendet hiezu am besten einen kleinen Schraubstock, mit dem man zunächst die letzten Gewinde und dann allmählich Stück für Stück die weiteren Windungen vorsichtig zertrümmert. In Wasser abspülend entfernt man dann leicht die einzelnen Bruchstücke mit der Pinzette. Selbst Formen mit vielen engen Windungen und harten Gehäusen wie *Turritella* kann man so mit einiger Übung leicht freilegen.

Paludina vivipara ist getrennt geschlechtlich. Sie ist in schlammigen stehenden Gewässern in ganz Deutschland zu finden, ist häufig in Bayern und in den Voralpenseen, fehlt aber z. B. in Württemberg, am Bodensee und in der Schweiz. Die Tiere sind aber auch durch Aquarienhandlungen zu beziehen. Geschlechtsreif sind sie den ganzen Sommer hindurch. Als Fixierungsflüssigkeit ist hier und für *Vermetus* starkes Flemmingsches Gemisch, Bouinsche Flüssigkeit, Sublimat-Eisessig und Bendasche Flüssigkeit zu empfehlen. Die Mitochondrien sind bei sorgfältiger Differenzierung auch nach Sublimat-Eisessig oder Flemming mit Heidenhainschem Hämatoxylin darzustellen. Die Hoden sind meist der Leber auf- und eingelagert. Man schneidet hier am besten beides zusammen.

Neben Schnitten sind wieder Ausstriche und Zupfpräparate zu empfehlen. Die ersteren müssen jedoch mit besonderer Vorsicht gemacht werden, da die großen apyrenen Spermien, wie etwa bei *Vermetus*, leicht zerstört werden, oder im Pinsel hängen bleiben. Auf ein trockenes, vorher zwecks guter Benetzung mit angesäuertem Alkohol gereinigtes Deckgläschen trage man mit einem feuchten Pinsel das etwas mit Wasser verdünnte Sperma auf, ohne womöglich den Pinsel direkt mit dem Deckglas in Berührung zu bringen. Dann lege man es mit der bestrichenen Seite nach unten auf die Fixierungsflüssigkeit.

Vermetus lebt im Mittelmeer und ist in der zoologischen Station zu Neapel stets zu erhalten. Die jungen Schnecken bauen noch spiralige Gehäuse; bald jedoch wächst das Rohr ähnlich wie bei vielen Serpuliden geradeaus und ist in das Gestein festgekittet. Man tut gut, erst die Mündung mit dem Schraubstock abzutragen und dann möglichst bald die Retraktoren durchzuschneiden. Dann ist es leicht, den wurmförmig gestreckten Körper herauszuziehen.

Literatur

Federley, Harry. *Das Verhalten der Chromosomen bei der Spermatogenese der Schmetterlinge* *Pygaera anachoreta*, *curtula* und *pigra* sowie einiger ihrer *Bastarde*. Zeitschr. f. induktive Abstammungslehre Bd. 9. 1913.

- Kemnitz, G. A. v.** *Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoendimorphismus.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 12. 1914.
- Kuschakewitsch, S.** *Zur Kenntnis der sogenannten „wurmförmigen“ Spermien der Prosobranchier.* Anat. Anzeiger Bd. 37. 1910.
- — *Studien über den Dimorphismus der männlichen Geschlechtselemente bei den Prosobranchia. I.* (Enthält Conus und Vermetus.) Arch. f. Zellforsch. Bd. 10. 1913.
- Lams, H.** *Recherches concernant le dimorphisme des éléments séminaux chez le Murex.* Ann. Soc. Med. Gand. I. 98. 1910.
- Meves, Fr.** *Über den von v. La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen.* Arch. mikr. Anat. Bd. 56. 1900.
- — *Über oligopyrene und apyrene Spermien und über ihre Entwicklung nach Beobachtungen am Paludina und Pygaera.* Ebenda. Bd. 61. 1903.
- Retzius, G.** *Zur Kenntnis der Spermien der Evertebraten. II.* Biolog. Untersuch. N. F. Bd. 12. 1905.
- — *Die Spermien der Gastropoden.* Ebenda. Bd. 13. 1906.
-

18. Kapitel

Eiplasma und Vererbung

Wir haben bisher bei der Behandlung des Vererbungsproblems eine eventuelle Beteiligung des Plasmas unberücksichtigt gelassen. Die Tatsachen, die für eine Individualität der Chromosomen und für ihre Verschiedenwertigkeit sprachen, der geringe Anteil väterlichen Plasmas beim Aufbau eines neuen Organismus, die komplizierten Reduktionsvorgänge und endlich Vererbungsmechanismen, wie wir sie mit Hilfe der Heterochromosomen haben ablaufen sehen, das alles läßt leicht den Gedanken an ein Monopol des Kernes als Lokalität der Erbträger aufkommen. Zudem fielen eigens nach dieser Richtung unternommene Versuche scheinbar in gleichem Sinne aus. Als man kernlose Eifragmente von Sphärechinus mit Sperma von Echinus befruchtete, entstanden einige Zwerglarven, die ganz den väterlichen Typus aufwiesen. Mannigfache Umstände beeinträchtigten jedoch die Beweiskraft dieses Versuches. Zudem folgten bald Beobachtungen, die das Gegenteil mit weit größerer Sicherheit für ein anderes Objekt dartun konnten.

Nachdem man erfahren hatte, daß die Bastardierung art-, ja stammfremder Geschlechtsprodukte durch Erhöhung der Alkalinität des umgebenden Seewassers (gewöhnlich durch Zusatz von etwa 10 ccm $\frac{1}{10}$ normaler Natronlauge zu 100 ccm desselben) beträchtlich erleichtert wird, gelang es Seeigelleier mit Spermien von *Antedon rosacea* (Crinoideen) zu besamen. Die Befruchtung verläuft hierbei im Gegensatz zu früher schon mitgeteilten Befunden an stammfremder Besamung (Kap. 15) völlig normal und die Einzelheiten der Larvenentwicklung, die Gastrulation, die Skelettbildung zeigen rein mütterlichen Charakter. Dies ist nun in ganz der gleichen Weise der Fall, wenn man kernlose Seeigeleifragmente besamt. Die primäre Mesenchymbildung, die bei Echinus von der hinteren Wandung der Blastula aus erfolgt, geht bei den Comatuliden, zu denen *Antedon* gehört, erst viel später vom vorderen blinden Ende des entodermalen Urdarmes aus. Die Larven zeigen, obwohl sie des mütterlichen Chromosomenbestandes entbehrten, deutlich die erstere Bildungsweise, so daß mit

absoluter Sicherheit der Schluß gezogen werden darf, daß das Plasma in diesem Fall Anteil an der Übertragung der mütterlichen Eigenschaften zum mindesten bis zum Ende der Gastrulation hat.

Ist man davon überzeugt, so liegt der Gedanke nahe, in diesem nun nach morphologisch greifbaren besonders lokalisierten Trägern zu suchen, die bei den Furchungsteilungen die einzelnen Blastomeren zu den künftigen verschiedenen gestaltenden Prozessen befähigen. Die Echinodermeneier, und mit ihnen viele andere, besitzen jedoch, wie wir schon erfahren haben, mit geringen Ausnahmen, in denen besondere Pigmente entwickelt sind, ein nach allen Seiten gleichförmig gebautes Plasma, in dem sich neben der lebendigen Grundsubstanz und den deutoplasmatischen Einlagerungen nur noch gleichmäßig verteilte Mitochondrien finden, und die experimentelle Analyse bestätigt uns auch, daß eine Trennung der Potenzen auf verschiedene Blastomeren wenigstens während der ersten Teilungsschritte hier und bei anderen Tieren fehlt.

Wir haben die Möglichkeit, hierüber zu entscheiden, indem wir einmal nach dem ersten, zweiten, dritten Furchungsschritt die Blastomeren isolieren und prüfen können, welche Einbußen sich bei ihrer Weiterzucht ergeben, dann aber auch, indem wir vor oder nach der Befruchtung bestimmte Protoplastmateile des Eies abschneiden und auf solche Weise deren Wertigkeit an der Larvenorganisation erkennen.

Die weitgehendste Gleichförmigkeit im Eiplasma hat man so bei Meduseneiern gefunden. Hier konnte man Furchungszellen nach der ersten bis vierten Teilungsphase getrennt aufziehen und alle, auch die, die nur $\frac{1}{16}$ des normalen mütterlichen Plasmas besaßen, ergaben normale bewimperte Planularlarven, die sich lediglich durch entsprechende Größenunterschiede auszeichneten. Die $\frac{1}{2}$ oder $\frac{1}{4}$ des Ganzen betragenden Larven setzten sich sogar fest und erzeugten normale Hydroidpolypen oder gingen bei anderen Objekten direkt in kleine Medusen über, deren Symmetrieverhältnisse ganz die typischen waren. Die Blastomere eines Zwei-, Vier- oder Achtzellenstadiums hat hier also nicht etwa nur noch die Fähigkeit, eine halbe oder viertel Blastula zu bilden, sondern sie verhält sich sofort nach der Trennung in ihren Teilungsschritten wie ein ganzes Ei. Recht ähnlich verhält sich das ebenfalls total sich furchende Amphioxusei.

In solchen Fällen müssen wir lediglich eine morphologisch nicht in die Erscheinung tretende polare Differenzierung im Eiplasma annehmen, die aus dem Furchungstypus hervorgeht, der von Anfang

an einen animalen und vegetativen Pol unterscheiden läßt. Eine solche Polarität besitzt die Eizelle oft schon auf recht jungen Stadien. Vielfach ist sie durch die Lage der Reifeteilung schon bestimmt, nicht selten auch bereits viel früher durch die Orientierung im Ovar (vgl. Sagitta, Kap. 19).

Das Plasma der Echinodermeneier aber wird sehr bald noch in anderer Richtung, nämlich bilateral-symmetrisch, äußerlich unkenntlich spezifiziert. Denn wenn wir eine Blastomere eines Zweizellenstadiums von Echinus sich weiter entwickeln lassen, verhält sie sich zunächst nicht wie ein ganzes Ei, sondern wie wenn sie noch ihre Schwesterzelle bei sich hätte.

Man hat, um diese Fragen zu untersuchen, hier eine besonders bequeme Methode an der Hand, die es überflüssig macht, durch Schütteln oder auf operativem Wege die Furchungszellen zu isolieren. Sie beruht auf der Erfahrung, daß die Furchungsteilungen des Seeigeleies in kalkfreiem Seewasser die Fähigkeit verlieren, eine geschlossene Furchungsgruppe zu liefern, sondern zu einer völligen Zerschnürung der Tochterzellen führen. Ist nach der Befruchtung das Ei seiner Membran durch Schütteln beraubt worden, so fallen daher die runden Blastomeren auseinander. Es scheint dies auf eine ihrer Natur nach unbekannte Modifikation der Oberfläche zurückzuführen zu sein. Denn die feine Verbindungsmembran, die normalerweise das Ei umgibt und als eine scharf umschriebene Haut sich auch über die Furchungszellen fortsetzt, wird offenbar derart verändert, daß ihre Oberflächenspannung stark herabgesetzt wird, kraft deren sie normalerweise die Zellen zusammenhält. Die Membran überbrückt daher nicht mehr die Kerben der Morula, sondern wird, der Adhäsion an der Zelloberfläche folgend, bei jeder Teilung völlig mit durchgeschnürt.

Die Teilzellen sterben infolge des dauernden Ca-Mangels nicht ab, auch der mitotische Vorgang wird keineswegs gestört, so daß es sogar zur Differenzierung von Flimmerzellen kommt, die sich längere Zeit lebhaft bewegen. Es ist überhaupt nicht sicher, ob ihr endlicher Tod auf das Fehlen des Kalkes zurückzuführen ist oder auf irgendwelche Folgen, die sonst die Isolation mit sich bringt.

Bringt man nun Blastomeren, die Zwei- oder Vierzellstadien entstammen, in normales Seewasser zurück, so geht der Teilungsprozeß normal weiter; die Zellen bleiben neuerdings vereint und lassen sich weiterzüchten. Es werden aber nun zwei, beziehungsweise eine Mikromere gebildet statt vier, und es kommt meist zu einem unregelmäßigen Zellhaufen, der sich erst in der Folge zu einer

Blastula von entsprechend geringerer Größe umbildet und endlich auch zu einer vollständigen Gastrula und zum Pluteus wird. Trotz vorausgegangener atypischer Zustände kommt es also noch zu einem normalen entwicklungsgeschichtlichen Geschehen. Das Plasma solcher Eier, wie sie Medusen und Seeigel besitzen, ist in hohem Grade regulationsfähig; eine prospektive Potenz besitzt es auf den ersten Blick auf frühen Stadien überhaupt nicht; man hat daher hiebei — wie wir sehen werden, nicht ganz mit Recht — von einem harmonisch-äquipotentiellen System oder auch von einer Isotropie des Eies gesprochen.

Mit dem Alter der Blastomeren sinkt die Regulationsfähigkeit und macht sich eine unsichtbare spezifische Potenz des Plasmas bemerkbar. Dies geschieht schon auf dem Achtzellenstadium, denn Gastrulä, die nun aus Blastomeren des animalen Poles stammen, unterscheiden sich von solchen des vegetativen in mehrfacher Hinsicht. Dieselben werden viel häufiger normal ausgebildet, sterben aber zahlreicher als die aus vegetativem Material erzielten. Ihr Plasma ist weniger hell und klar. Sie haben sehr oft die Neigung, am Boden der Uhrschaale festzukleben. Die vegetativen dagegen kleben fast nie, sterben nur selten, sind meist völlig durchsichtig. Nur bei ihnen kommen auch merkwürdige langlebende und langbewimperte Blastulä und völlig des Mesenchyms entbehrende Gastrulä neben den normalen vor. Die Entwicklung zur Gastrula geht bei animalelem Material schneller vor sich. Es schwindet also am vegetativen Pol die Regulationsfähigkeit eines Teiles zum verkleinerten Ganzen schneller als am animalen, und das Keimesminimum, das hiezu noch in der Lage ist, liegt desto tiefer, je komplizierter das geforderte Entwicklungsstadium ist.

Es wäre verfehlt, aus solchen Tatsachen auf die Bedeutungslosigkeit des Plasmas für den Ablauf der Entwicklung zu schließen. Sie zeigen nur, daß die hiebei in Frage kommenden vererbenden Kräfte bei diesen Eiern anfangs gleichmäßig im Ei verteilt sind und erst während der Furchung einzelnen Keimbezirken in differenter Weise zugeteilt werden. Das wird auch dadurch besonders deutlich, daß von diesen typischen Regulationseiern alle Abstufungen zu sogenannten Mosaikeiern führen, d. h. zu solchen, die schon sehr früh, zum Teil vor der ersten Furchung, Bezirke mit ganz spezifischer prospektiver Potenz besitzen, deren Verlust trotz völlig intaktem Kernmaterial in keiner Weise mehr durch eine Regulation gutgemacht werden kann. Die Mosaikstruktur des Plasmas braucht hiebei morpho-

logisch nicht zum Ausdruck zu kommen, läßt sich aber dann doch schon durch den ganzen Charakter der Furchung, abgesehen von experimentellen Eingriffen, erkennen, oder das Eiplasma stellt im

wahrsten Sinne des Wortes ein Mosaik dar, indem wir in ihm eine Anzahl von verschieden dichten oder auch ganz verschieden gefärbten Regionen unterscheiden und ihre Beziehung zu besonderen Organen des Embryos feststellen können.

Zur ersteren Gruppe gehört das Ctenophorenei und das vieler Mollusken und Krustazeen, Anneliden usw. Das Ei einer Rippenqualle besitzt als einzige sichtbare Differenzierung eine dotterarme, granuliert Rindenschicht. Anschneidungsversuche aber zeigen deutlich, daß diese in ihrem oberen, an der Kernseite gelegenen Teil das Substrat für die Mesodermzellen und seitlich für das Ektoderm darstellt, und daß ferner hiebei für die ektodermal entstehenden vier Ruderplättchenreihen ein bestimmter beschränkter Bezirk unumgänglich nötig ist. Entfernt man hievon etwas, so antwortet der Embryo mit dem Ausfall oder mit Defekten der entsprechenden Reihen. Eine nachträgliche Regulation ist also in dieser Hinsicht dem Ei nicht mehr möglich.

In den übrigen genannten Gruppen geht der Mosaiktypus schon deutlich aus der großen Gesetzmäßigkeit hervor, mit der die Furchung abläuft, bei der jeder kleinste

Schritt erblich festgelegt ist und immer die gleichen Eiregionen bestimmte Organe ergeben. Stellung der Spindeln und ungleichmäßige Teilung spielen hiebei eine große Rolle. Wo man operative Eingriffe

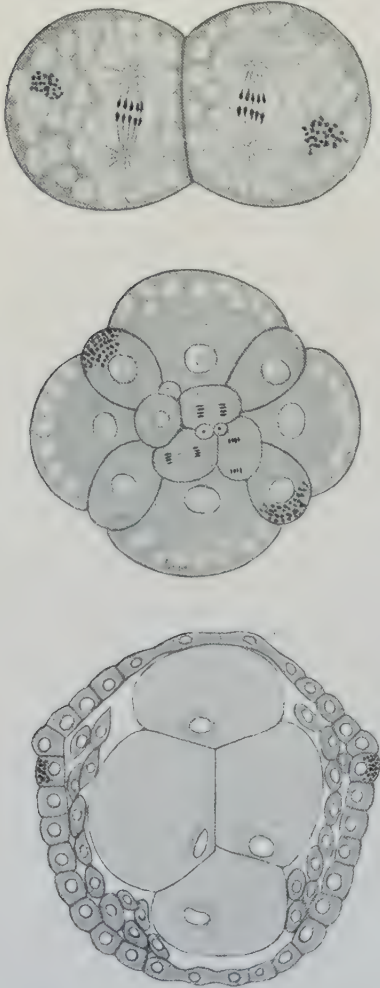


Fig. 144. Entstehung der durch spezifische Plasmaeinschlüsse determinierten Velarzellen bei *Neritina*.
Nach Blochmann.

gemacht hat, hat sich eine sehr beschränkte oder völlig fehlende Regulationsfähigkeit ergeben.

Außerdem wird die Existenz verschiedenwertiger Plasmen bei diesen Tieren jedoch dadurch erhärtet, daß bei der einen oder anderen Form einiges hievon auch schon morphologisch gekennzeichnet ist. Wie dies oft für einen ganz eng umschriebenen Teil der Larve der Fall ist, zeigt sehr hübsch die Entwicklung der Urvelarzellen bei

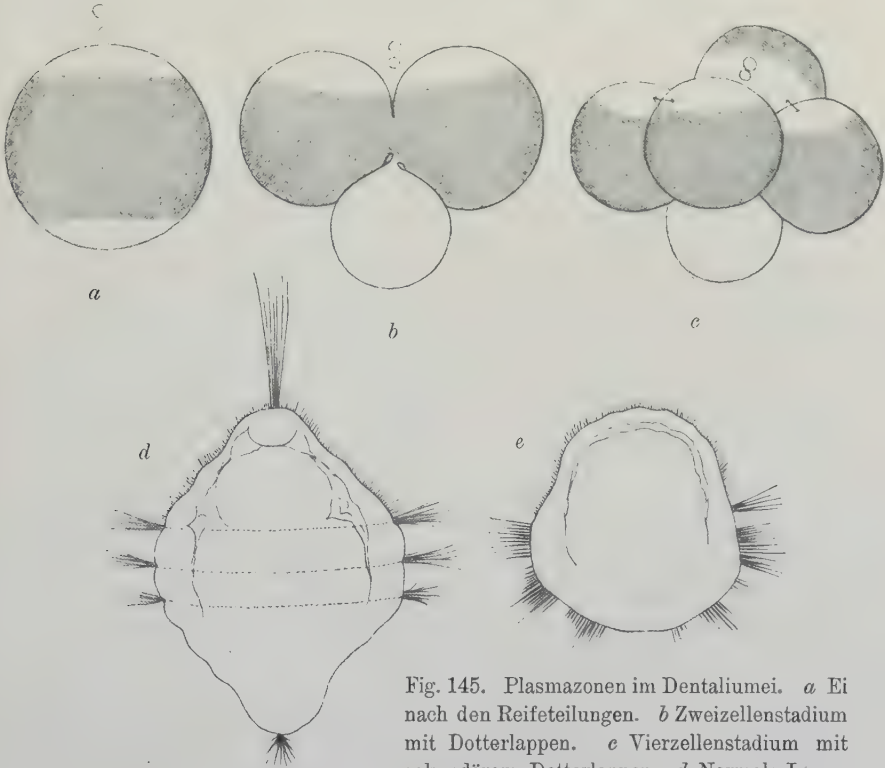


Fig. 145. Plasmazonen im Dentaliumei. *a* Ei nach den Reifeteilungen. *b* Zweizellenstadium mit Dotterlappen. *c* Vierzellenstadium mit sekundärem Dotterlappen. *d* Normale Larve. *e* Larve nach Entfernung des Dotterlappens. Nach Wilson.

Neritina (Gastropoden) (Fig. 144). Im Zweizellenstadium findet sich bereits in beiden Blastomeren ein Häufchen lichtbrechender Granula, die während der Furchung jederseits immer nur in eine Zelle geraten, bis sie schließlich als Urvelarzelle erkennbar ist. Nun erst gelangen sie bei den weiteren Teilungen in beide Tochterzellen, die aber ausschließlich Elemente des Velums darstellen. Ähnliches scheint auch sonst bei der Entwicklung des Velums der Mollusken vorzukommen (Chiton, Paludina).

Bei dotterreichen Mollusken und Würmern kommt es weiterhin gelegentlich zu einer merkwürdigen Erscheinung, der Abschnürung von besonderen Dotterlappen, so bei *Nassa*, bei *Ilyanassa*, *Aplysien*, *Dentalium*, *Myzostoma* und *Chaetopterus*. Eine besonders dichte stärker chromatische Region am vegetativen Pol, die schon vor den Reifeteilungen zu erkennen war, sondert sich bei der Ausbildung der ersten Furchung vom Embryo und hängt ihm wie eine dritte Zelle so an, daß die Teilungsebene sie mitten durchschneiden müßte. Dies geschieht jedoch nicht, sie wird vielmehr schließlich als merkwürdiger Auswuchs nur einer Zelle zugeteilt. Bei *Dentalium* liefert dieser Anhang in der Folge die hinter dem dritten Wimperkranz gelegene Region der Larve; trennt man den Lappen bei der Teilung ab, so entstehen Larven, denen diese und das apikale Sinnesorgan völlig fehlt und die in der Folge keine Metamorphose erleiden, keinen Fuß, keine Schale, keine Mantelfalten, kein Pedalganglion bilden (Fig. 145). Das *Dentalium* besitzt ferner eine besondere pigmentierte Ringzone und eine weitere spezifische Plasmakappe am animalen Pol, von denen die erstere nur Entomeren, die letztere nur Ektomeren erzeugt.

Solche Zustände führen zu hochgradig komplizierten Plasmaschichtungen des Eies, wie sie *Myzostoma* und die Ascidien haben.

Myzostoma erzeugt Eier, die aus drei schon im Leben färberisch verschiedenen Substanzen im Dotter zusammengesetzt sind, einer schwärzlichen, einer hellglasigen und einer rötlichen und von denen die erstere in die Somatoblasten, die zweite in die Entomeren, die dritte in die Mikromeren eingeht. Die Zahl der erkennbaren Plasmen steigert sich aber noch bei den Ascidien, deren genauest studierte Furchung als das Musterbeispiel einer determinierten gelten kann.

Wir halten uns bei der Schilderung der Verhältnisse an *Cynthia*. Schon früher lernten wir die komplizierten Hüllbildungen der Ascidien-eier, insbesondere der Testazellen kennen. Die Eier sind bei der Ablage noch ungerEIFt, ihre oberflächliche Schicht wird von einem im Leben leuchtend gelben Pigment durchsetzt, das sich in gleicher Weise in den noch äußerlich anhaftenden Testazellen findet, denen vielleicht eine Rolle bei der Bildung desselben zuzuschreiben ist. Mit dem Eintritt des Spermiums und den einsetzenden Reifeteilungen beginnt eine Umordnung der Substanzen im Ei, die erst mit Ablauf der ersten Furchungsteilung vorläufig beendet ist. Die gelben Granula sammeln sich alle halbmondförmig am vegetativen Pol und eine helle Zone, die mit Auflösung des Eikernes an dessen Stelle auftrat, legt sich ihm an. Nach der ersten Furchung, die die gelbe Substanz

gleichmäßig teilt, ist die Anordnung der Plasmen in der Weise festgelegt, wie es Fig. 146 a zeigt. Der animale Pol ist hell und arm an Einschlüssen, der vegetative dotterreich und dreigeteilt. Die Pigmentzone und eine etwas hellere symmetrisch zu ihr gelegene pigmentfreie liegen der animalen Halbkugel an, den Rest erfüllt dotterreiches, dunkles Plasma, und die Folge belehrt uns, daß das helle animale Plasma Ektoderm liefert, der lichtere vegetative Zwickel die Neurochordalanlage darstellt, aus dem dunklen Teil Entoderm hervorgeht, der gelbe aber sich später nochmals durch Substanzverlagerung differenziert, indem die Myoblasten sehr viel Pigment bekommen, die

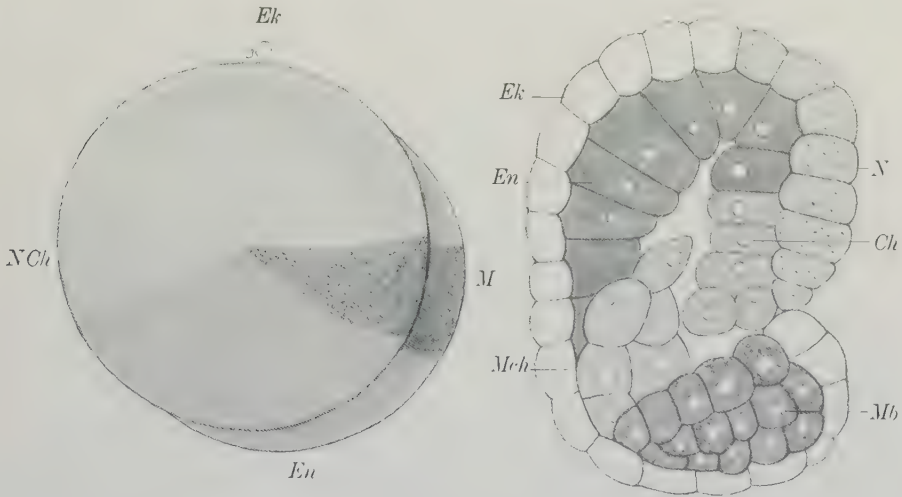


Fig. 146. Ei und Embryo von *Cynthia* mit den aufeinander bezüglichen Regionen. *Ek* Ektoderm, bzw. Anlageplasma desselben. *NCh* Neurochordalanlage. *N* Nervensystem. *Ch* Chorda. *En* Entoderm, bzw. Anlageplasma desselben. *M* gemeinsame Anlage für Mesenchym (*Meh*) und Myoblasten (*Mb*).

Nach Conklin (etwas verändert).

Mesenchymanlage sehr wenig. Aus Fig. 146 b geht hervor, daß die Lage dieser Anlagen noch im Embryo im großen und ganzen der der verschiedenen Plasmasorten entspricht.

Lebhaft gefärbte Pigmente spielen auch sonst eine Rolle als determinierende Substanzen. Das *Strongylocentrotus*-Ei ist ein schönes Beispiel hierfür (Fig. 147). Ein in seiner Farbe schwankendes orange-farbenes Pigment erfüllt ähnlich wie bei *Cynthia* vor und während der Reifung die Oberfläche des Eies. Erst nach Austritt der Richtungskörper, im Gegensatz zu *Cynthia* aber unabhängig von der Besamung, wird es zu einem Ring zusammengedrängt, der die, wie schon früher

erwähnt, an der Lage des Mikropylkanals erkennbare vegetative Hälfte derart umzieht, daß er oben etwa bis an den Äquator reicht, unten aber eine ungefärbte Kappe frei läßt. Bei den beiden ersten Furchungsschritten bekommen alle vier Blastomeren diese drei Schichten in gleicher Weise mit. Wenn aus ihnen nun durch Auftreten äquatorial gelegener Teilungsebenen der aus je vier Zellen bestehende animale und vegetative Kranz entsteht, so geht die Substanz des Ringes größtenteils in den letzteren, mehr oder minder viel aber



Fig. 147. Entwicklung des Eies von *Strongylocentrotus lividus* mit Pigmentring.
Nach dem Leben. Nach Boveri.

bekommen auch die animalen Zellen an ihrer Unterseite mit. Hieraus wird das Sechzehnzellenstadium, indem der animale Kranz sich meridional in 8 Blastomeren teilt, der untere aber äquatorial so, daß vier kleine völlig unpigmentierte Zellen, die Mikromeren, einen dritten Kranz bilden. Entsprechend enthält die Blastula eine in ihrer Lage noch ganz dem Ring im unbefruchteten Ei entsprechende bandförmige Zone pigmentierter Zellen. Wird nun das primäre Mesenchym durch Einwanderung einer Anzahl von Zellen am vegetativen Pol gebildet, so ist deutlich zu beobachten, daß es nur den unpigmentierten

Mikromeren, beziehungsweise dem entsprechenden Kämpchen Eiplasma entstammt. Dieses ist es damit auch, das die Fähigkeit, das Skelettmaterial auszuschcheiden, in sich birgt. Die Zellen aber, die den sich in der Folge einstülpenden Urdarm zusammensetzen, sind ausnahmslos pigmentiert, sind also aus dem Material der Ringzone aufgebaut. Das vom Urdarm abzweigende sekundäre Mesenchym ist entsprechend gefärbt und leicht von dem primären zu trennen; die unpigmentierte animale Schicht ergibt das Ektoderm und seine Abkömmlinge. Ähnliche Pigmente kommen in anderen Echinodermeneiern auch vor, so im *Arbaciaei* ein dunkelrotes in großer Menge, dem, soweit bekannt, auch eine differenzierende Rolle zukommt. Pigmentringe kennt man endlich auch von Würmern, so von *Alloobophora*, wo dieselben jedoch schon in der heranwachsenden Ovocyte aus besonderen, sich intensiv färbenden Plasmaeinschlüssen allmählich entstehen.

Nun haben wir aber gerade Echinodermeneier anfangs unter solchen genannt, deren Plasma als ein isotropes bezeichnet worden ist. Schon die besprochenen Experimente haben uns jedoch belehrt, daß mit dem Achtzellenstadium die Potenzen der Blastomeren der beiden Kränze sich als wesentlich verschiedene herausstellen. Das stimmt mit den Verhältnissen bei *Strongylocentrotus* sehr wohl überein, denn vorher enthalten auch dort die Blastomeren alle drei Plasmazonen in gleicher Weise. Wir werden kaum fehl gehen, wenn wir annehmen, daß auch bei den Echinodermen, die keine Pigmente zeigen, deren Furchung und Keimblätterbildung aber in ganz analoger Weise verläuft, eine ähnliche frühe Sonderung von Anlageplasmen vorhanden ist. Das Echinodermenei als ein harmonisch-äquipotentielles zu bezeichnen, ist daher nicht angänglich und wir erkennen deutlich, wie zwischen ihm und einem Ascidieinei eben nur graduelle und zeitliche Unterschiede bezüglich der Spezifizierung der Blastomeren bestehen.

Ist die Natur der verschiedenen, das Plasma differenzierenden Substanzen stets die gleiche, ist sie derart, daß wir in ihr Erbträger im strengen Sinn des Wortes sehen können, und wie sollen wir uns ihre Wirkungsweise vorstellen? Die beiden ersten Fragen sind wohl zu verneinen. Die Substanzen sind sehr verschiedener Natur und es spricht vieles dafür, in ihnen Einlagerungen von sekundärer Bedeutung sehen, die die betreffende Plasmaregion nicht determinieren, sondern lediglich markieren. Ein Vergleich des Echinus- und *Strongylocentrotuseies*, den wir eben gezogen haben, beweist dies eigentlich schon. Der Urdarm wird dort aus der gleichen Region gebildet, ob sie pigmentiert ist oder nicht, und obendrein ist es überhaupt nicht

angängig, in zweifellosen Pigmentgranulis Erbträger zu sehen. Wo zudem die Verschiedenheiten lediglich in den Mengenverhältnissen deutoplasmatischer Substanzen beruhen, gilt natürlich das gleiche und wir können uns wieder nur das scheinbar gleichförmige Grundplasma als verschiedenwertig vorstellen. Zum Teil endlich scheinen wechselnd dicht angeordnete Mitochondrien Ursache der morphologisch faßbaren Plasmasorten zu sein. Man hat dies neuerdings auch für die Ascidien Eier angegeben, ja ist so weit gegangen, das im Leben leuchtend gelbe Pigment auf Grund positiver Ergebnisse der Bendaschen Färbung als solche anzusprechen (Fig. 148). Wohl be-



Fig. 148. Schnitt durch einen Embryo von *Cione intestinalis*, nach der Benda-Methode gefärbt. Die wechselnde Verteilung von Dotter und anderen Plasmaeinschlüssen (Mitochondrien?).

Nach Duesberg.

stehen Beziehungen zwischen Mitochondrien und Pigmenten¹⁾, aber nur in dem Sinn, daß wir diese aus jenen unter tiefgreifenden chemischen Wandlungen hervorgehen sehen. Bei den Ascidien aber sollen die im Leben gelben „Mitochondrien“ noch ihre mannigfachen plastischen Fähigkeiten besitzen; wie etwa die der Bildung der Muskelfibrillen; finden sie sich doch in den Myoblasten besonders zahlreich. Wie dem auch sei, sicherlich müssen bei dem Studium der histologischen Differenzierung während der Embryogenese eventuell schon im Ei-plasma vorhandene verschiedenwertige Bildungsmaterialien berücksichtigt werden. Aber mit der Behandlung dieser Fragen würden wir vom Gebiet der Geschlechtszell-

kunde in das der somatischen Zytologie übergeführt, das uns im zweiten Band dieses Praktikums beschäftigen soll.

Die Richtung, die in den Mitochondrien Erbträger sehen möchte, fände in dem Nachweis quantitativer Verschiedenheiten derselben in einzelnen Regionen des Eies natürlich neue Nahrung. Wir haben schon früher gewichtige Gründe gegen sie ins Feld zu führen gehabt (Kap. 12). In den Somazellen stellen die Mitochondrien, wie wir

1) Vgl. den zweiten Teil dieses Praktikums.

sehen werden, Bildungsmaterial für mannigfache Differenzierungsprodukte dar, wie Bindegewebsfibrillen, Neurofibrillen, Myofibrillen, Sekrete oder Pigmente, und wenn in den jeweiligen embryonalen Anlagen bzw. Eibezirken diese Materialien den künftigen Bedürfnissen entsprechend verschieden stark angehäuft sind, kann man daher auch hierin recht wohl nur einen vorbereitenden, sekundären Index für von vorneherein verschiedenwertiges Plasma sehen.

Diesem lediglich seine Einschlüsse zu nehmen, ohne es selbst zu entfernen oder wenigstens zu irritieren, ist bis jetzt nicht möglich gewesen. Auf solchem Wege wären weitere Einblicke zu gewinnen.

Wie sollen wir nun aber, wenn wir von einer vererbenden Kraft des Plasmas uns ebenso überzeugt haben, wie von einer solchen des Kernes, die Rollen zwischen beiden verteilen? Ist eine solche Trennung der Leistungen überhaupt möglich, oder ist es eben das Zusammenarbeiten dieser beiden Zellteile, deren gegenseitige funktionelle Abhängigkeit wir wiederholt deutlich zutage treten sehen, das es ermöglicht, daß sich die Eizelle zum Ebenbild der Eltern entwickelt? Das eingangs besprochene Experiment der Besamung eines kernlosen Eifragmentes mit artfremdem Plasma lehrte uns, daß bei einem fundamentalen organbildenden Prozeß der Charakter des Plasmas den Ausschlag gab, ohne daß die Anwesenheit anders gestimmter Chromosomen einen Einfluß auf den Vorgang gehabt hätte. Auch die Furchung und Keimblätterbildung der Mosaik Eier hat uns gezeigt, daß gerade für die künftige Organbildung, also für prinzipielle formbildende Faktoren, das Unversehrtbleiben des Plasmas nötig ist und auch ein intakt gebliebener Chromosomenbestand keinerlei Regulationen auszulösen vermag. Andererseits haben die Chromosomengeschehnisse, die wir bei Konjugation, Reifung, Befruchtung haben ablaufen sehen, so trefflich zu der Vererbungsweise der mendelnden Eigenschaften des Organismus gepaßt. Als solche kennen wir aber bis jetzt nur Merkmale von Rassen und Varietäten. Es handelt sich stets um Eigenschaften sekundärer Bedeutung, wie Färbungen, Formmerkmale, Zeichnungen usw. Ob wir andere, tiefergreifende anatomische Merkmale nur deshalb nicht als mendelnde bis jetzt erkannt haben, weil eben Artbastarde unfruchtbar und stammfremde Bastardierungen unausführbar sind, oder weil sie anderen Vererbungsgesetzen gehorchen, ist nicht zu sagen. Im Hinblick auf die sichtliche Bedeutung des Plasmas für die Keimblätterbildung aber wäre das letztere wohl zu erwägen. Man könnte die Hypothese aufstellen, daß zwischen Kern und Plasma bezüglich ihrer vererbenden Fähigkeit eine Arbeitsteilung

derart eingetreten ist, daß für das Wiedererscheinen des Typus Mensch, Cynthia, Echinus das Plasma in hervorragender Weise verantwortlich ist, für die individuelle Erscheinungsform, also dafür, daß im speziellen Fall gerade ein Mensch entsteht, der den Eltern gleicht, die Chromosomen ausschlaggebend sind. Sicherlich aber liegen die Dinge nicht so einfach. Schwierigkeiten machen übrigens einer solchen Möglichkeit auch die Resultate, die man an den Larven der disperm befruchteten Seeigeleier erhielt.

Wir müssen ferner angesichts der unzweifelhaften physiologischen Wechselbeziehungen zwischen Plasma und Kern damit rechnen, daß die verschiedenwertigen Plasmasorten in den einzelnen Blastomeren jeweils den Kern mehr oder weniger stark beeinflussen und so vielleicht auch seine vererbenden Fähigkeiten verändern bzw. einschränken. Vielleicht ist so die interessante viel zu wenig berücksichtigte Tatsache zu deuten, daß bei vielen Tieren die Chromosomengröße und -gestalt in den einzelnen Geweben weitgehende Verschiedenheiten aufweist, die sicherlich auch entsprechend abgeänderte Funktionen im Gefolge haben.

Wenn wir also auch augenblicklich in keiner Weise befähigt sind, die vererbenden Funktionen von Kern und Plasma mit einiger Sicherheit gegeneinander abzugrenzen, so bedeutet doch die Aufgabe der Vorstellung von einem Monopol einer der beiden einen Fortschritt, der uns den Weg zu weiteren einer Lösung günstigen Fragestellungen weist.

MATERIAL UND TECHNIK

Echinus, Strongylocentrotus, Myzostoma, Dentalium, Aplysia, Ascidien.

Wir wiederholen vielleicht die Versuche, isolierte Blastomeren von Echinus aufzuziehen, um uns von der Regulationsfähigkeit vieler Eier zu überzeugen. Die Mischungen, die Herbst hiezu anwandte, enthielten 3 % NaCl, 0,08 % KCl, 0,66 % MgSO₄, ferner Li₂HPO₄, um dem Wasser einen gewissen Grad von Alkalinität zu verleihen, der sich als unentbehrlich zur Entwicklung herausgestellt hat, und etwas Eisen. An Stelle des Lithiumphosphates wurde auch Magnesiumphosphat (MgHPO₄) genommen. Das Wasser muß hiezu zweibis dreimal, am besten in Glaskolben, destilliert sein. Zu beachten ist ferner, daß man gut tut, das kalkfreie Medium recht lange auf das gewünschte Stadium einwirken zu lassen, sogar bis bereits das nächste Stadium eingeleitet wird, da sonst die Zellen noch lange paarweise

zusammenhängen. Bevor sie in dasselbe kommen, werden sie normal befruchtet und nach Abhebung der Membran tüchtig geschüttelt. Nur die so membranlos gewordenen, die man mit der Pipette herausucht, werden in die Lösung übertragen. Am besten eignet sich *Echinus*.

Eier des auf dem Mundfeld von *Antedon* parasitierenden *Myzostoma* erhält man durch Zerzupfen der Tiere in Seewasser. Das Material ist an der Neapler Station reichlich zu bekommen. Auch um *Dentalium*-Eier zu studieren, muß man an das Meer gehen, Juni, Juli, August findet man in Neapel reife Eier. Das Objekt ist aber wenig günstig. Viel leichter wird man die Furchung der in den Aquarien sehr gerne laichenden *Aplysien*, die ebenfalls einen Dotterlappen ausbilden, studieren können. Auch sonst findet man ihn, wenn man Gastropodenlaich, etwa von *Nassa* oder *Bittium reticulatum* Costa untersucht. Bei letzterem konnten wir die Erfahrung machen, daß die leicht verschickbaren Tiere (z. B. solche aus Rovigno), sehr gerne in Gläsern im Binnenland Eier legen, die, in kreisrunden Schnüren an die Glaswand geklebt, das spezifische vegetative Plasma leicht in seinem Verhalten beobachten lassen.

Unter den Ascidien ist am hervorragendsten geeignet *Cynthia*, daneben auch *Cione*. *Phallusia mammillata* ist weniger günstig, da das Ei hier im Leben völlig homogen erscheint und erst fixiert und gefärbt genau die gleichen Regionen aufweist, was damit zusammenhängt, daß ihr das gelbe Pigment fehlt. Die Entwicklung ist im Leben und auf Schnitten zu studieren. Die Tiere lassen sich auch unschwer verschicken.

Der Pigmentring bei *Strongylocentrotus* ist merkwürdigerweise wechselnd deutlich entfaltet. Dies gilt schon von ein und derselben Fundstelle, ja sogar innerhalb der Eier eines einzigen Weibchens, noch mehr aber scheinbar bei Tieren verschiedener Herkunft. In Neapel sollen sie pigmentlos sein, in Villefranche dagegen ist er sehr gut entwickelt und das gleiche können wir vom Material der Adria (Triest und Rovigno) aus eigener Erfahrung bestätigen. Die Färbung ist besonders mit weitgeöffneter Blende leicht zu erkennen. Bezüglich der Befruchtungstechnik vgl. Seite 40. Die Erscheinung muß notwendig im Leben untersucht werden, da das Pigment sich nicht fixieren läßt. Höchstens in mit Seewasser stark verdünntem Formol kann man es im Dunklen für einige Tage konservieren.

Literatur

- Blochmann, F.** *Über die Entwicklung der Neritina fluviatilis.* Z. f. wiss. Zool. Bd. 36. 1882.
- Boveri, Th.** *Die Polarität von Oocyte, Ei und Larve von Strongylocentrotus lividus.* Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 14. 1901.
- Carazzi, D.** *Ricerche embriologiche e citologiche sull' uovo di Myxostoma glabrum L.* Monit. zool. Ital. Bd. 15. 1904.
- Conklin, E. G.** *The organization and cell-lineage of the Ascidian egg.* Journ. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. II. Ser. Bd. 8. 1905.
- — *Mosaic development in Ascidian eggs.* Journ. exp. Zool. Bd. 2. 1905.
- — *Organ-forming substances in the eggs of Ascidians.* Biol. Bull. Bd. 8. 1905.
- Crampton, H. E.** *Experimental studies on Gasteropod development.* Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 3. 1896.
- Driesch, H.** *Entwicklungsmechanische Studien. 1. Der Wert der beiden ersten Furchungszellen in der Echinodermenentwicklung.* Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. 53. 1891.
- — *Einiges über die Organisation des Eies und über die ersten Entwicklungsvorgänge von Myxostoma.* Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 4. 1896.
- — *Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes* Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 10. 1901.
- — *Philosophie des Organischen.* Gifford-Vorlesungen, gehalten an der Universität Aberdeen 1907—1908. 2 Bde. Leipzig 1909.
- Duesberg, J.** *Über die Verteilung der Plastosomen und der „Organ-forming Substances“ Conklins bei den Ascidien.* Verhandl. anat. Gesellsch. 1913.
- Fischel, A.** *Entwicklung und Organ-Differenzierung.* Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 15. 1902.
- — *Experimentelle Studien am Otenophorenei. 1—4.* Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 6. 1897 u. Bd. 7. 1898.
- Foot, K.** *Yolk-Nucleus and Polar-rings.* Journ. Morph. Vol. 12. 1896.
- Godlewski, E. jun.** *Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet.* Leipzig 1909.
- Heider, K.** *Das Determinationsproblem.* Verh. deutsch. zool. Ges. 1900.
- Herbst, C.** *Über das Auseinandergehen von Furchungs- und Gewbezellen in kalkfreiem Medium.* Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 9. 1900.
- Lillie, F. R.** *The organization of the egg of Unio, based on a study of its maturation, fertilization and cleavage.* Journ. Morph. Vol. 17. 1901.
- — *Observations and experiments concerning the elementary phenomena of embryonic development in Chaetopterus.* Journ. exper. Zool. Bd. 3. 1906.
- Rabl, C.** *Über „organbildende Substanzen“ und ihre Bedeutung für die Vererbung.* Leipzig 1906.
- Wilson, E. B.** *The Cell-lineage of Nereis. A contribution to the cytogeny of the Annelidbody.* Journ. Morph. Bd. 6. 1892.
- — *Experimental studies on germinal localization. I. The Germ-regions in the egg of Dentalium.* Journ. of exp. Zool. Vol. 1. 1904.
- — *Amphioxus and the Mosaic-Theorie of Development.* Journ. Morph. Bd. 8. 1893.
- Zoja, R.** *Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune meduse (e di altri organismi).* Arch. f. Entwicklungsmech. Bd. 2. 1895.

19. Kapitel

Keimbahnbestimmung durch das Plasma

Unter Umständen ist es möglich, außerordentlich früh eine Sonderung des Geschlechtszellmaterials von den Somazellen vorzunehmen, ja die Fälle sind nicht selten, in denen wir von der ersten Furchungsteilung an einen Stammbaum der Gonade feststellen können, der durch besondere Einschlüsse im Plasma gekennzeichnet ist. Diese gehen dann zunächst in mehreren Teilungsschritten stets ungeteilt nur in eine Stammzelle der künftigen Geschlechtszelle über, ähnlich wie etwa bei *Dytiscus* der Chromatinring jeweils den Nährzellen vorenthalten wurde, um ausschließlich in die eine spätere Eizelle einzugehen. Wir haben es also mit einem Spezialfall von plasmatischer Determination der Organanlagen zu tun, wie wir eine solche für mannigfache somatische Organe schon im vorangehenden Kapitel beschrieben haben. Auch dort kam es bereits vor, daß nur eine einzige Zellsorte, sogar von recht begrenzter Bedeutung, wie die Velarzellen von *Neritina*, durch besonderes bei der Furchung ungleich verteiltes Plasma ausgezeichnet wurde. In dem vielfachen Bestreben, die Geschlechtszellen ob ihrer unzweifelhaften Sonderstellung im Organismus auch von besonderen Gesetzen beherrscht zu sehen, hat man zwar bis jetzt auch auf diese Analogie mit den Somazellen kaum geachtet. Allerdings besitzen gerade solche Tiere vielfach eine Determination ihrer Gonaden schon im Ei, bei denen die übrigen Organe nicht sichtlich bestimmt sind, wie die Insekten.

Hervorgehoben muß auch gleich anfangs werden, daß eine solche Markierung des Geschlechtszellplasmas häufig schon außerordentlich früh, in der noch lange nicht erwachsenen Ovocyte, entsteht, was bei somatischen Keimbezirken nur sehr selten vorzukommen scheint.

Was nun zunächst die Verbreitung der Erscheinung betrifft, so ist sie bis jetzt bekannt geworden von zahlreichen Gruppen der Insekten (Hymenopteren, Coleopteren, Dipteren, wahrscheinlich auch Neuropteren), sowie von einigen Gruppen der Krustazeen, wie den Cladoceren und den Copepoden, während sie bei Würmern nur ganz

vereinzelt aufzutreten scheint (Chätognathen). Andere oft nahe-stehende Familien besitzen nichts dergleichen, und auch innerhalb der Hymenopteren beispielsweise kann von keiner durchgreifenden Erscheinung gesprochen werden, nachdem Wespen und Bienen keine frühzeitig festlegbare Keimbahn besitzen, Ameisen, Ichneumoniden und Chalcididen aber zu den interessantesten Beispielen hierfür zählen. Dies läßt sich direkt vergleichen etwa dem Vorhandensein und Fehlen einer das Entoderm und sekundäre Mesenchym bestimmenden Substanz bei *Strongylocentrotus* und *Echinus*, so daß auch hier sogleich wieder die Möglichkeit eines determinierten, aber äußerlich unkennbaren Keimplasmas auftaucht.

Gemeinsam ist den meisten bekannten Fällen, daß, wie gesagt, bereits vor der Befruchtung das Eiplasma an einer bestimmten Stelle eine spezifische Substanz führt, die in mannigfacher Form erscheinen kann und im Laufe der ersten Furchungsschritte jedesmal nur einer Tochterzelle mitgegeben wird, bis nach verschieden vielen Teilungsphasen eine gleichmäßige Verteilung derselben eintritt und von diesem Augenblick kein sie entbehrendes somatisches Zellmaterial mehr abgegeben werden kann. Regelmäßig resultiert eine Lähmung der Teilungsgeschwindigkeit durch diese Substanzen, die außerordentlich frühzeitig mit einem völligen Ruhezustand der noch sehr kleinen, wenigzelligen Keimdrüse endet.

Wo an Stelle einer totalen Furchung eine superfizielle getreten ist, wird, wie wir sehen werden, die Isolation des Geschlechtszellmaterials verschieden lange hinausgeschoben, ein Zustand, der zweifellos als ein sekundär erworbener anzusehen ist. In weitaus den meisten Fällen konnte ferner festgestellt werden, daß die Entstehung dieser besonderen Einlagerung in mannigfacher Weise mit den trophischen Einrichtungen des Eies, wie wir sie im Kapitel 9 kennen lernten, in Beziehung steht.

Am deutlichsten ausgeprägt begegnet uns eine solche trophische Genese des Keimbahnkörpers bei Cladoceren und den marinen Chätognathen (Fig. 149). Am Ende des Eiwachstums der Cladoceren stellen die regelmäßig in der Dreizahl vorhandenen Nährzellen, deren ursprünglicher Geschlechtszellcharakter sich leicht nachweisen läßt (vgl. Kapitel 9) nur noch degenerierende erschöpfte Zellreste dar; eine von ihnen¹ wird während der einzigen Reifeteilung des parthenogenetischen Sommereies an der dieser gegenüberliegenden Stelle

1) Nur in Ausnahmefällen geschieht dies mit allen dreien.

in das Eiplasma einbezogen und gelangt bei den ersten vier Teilungsschritten in nur je eine Tochterzelle. Während sich jedoch — wir halten uns an die Verhältnisse bei *Polyphemus* — noch im Achtzellenstadium deutlich die ehemalige Zellnatur erkennen läßt, und der Körper unabhängig von der Spindelfigur im Randplasma der Blastomere lag, zerfällt er vor der vierten Teilungsphase in ein

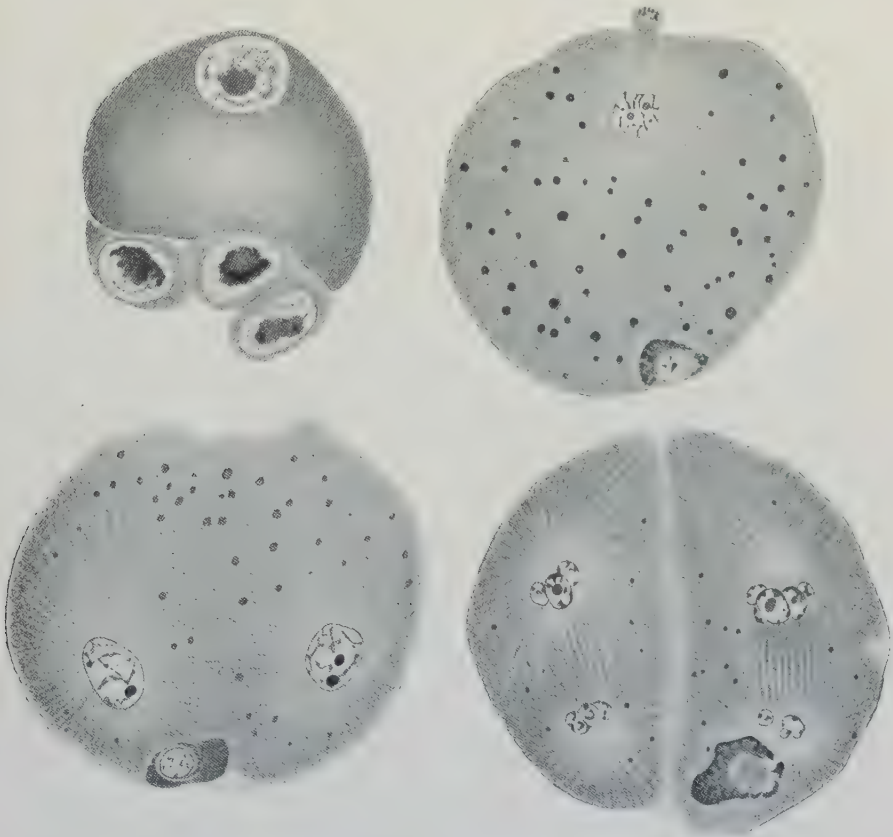


Fig. 149. Keimbahnbestimmung bei *Polyphemus*. Nach Kühn.

unregelmäßiges, sich stark färbendes lappiges Gebilde, das sich einem der beiden Spindelpole anlegt, wobei die Sphäre offenbar eine Rolle bei seiner Zersplitterung übernimmt, und den zu diesem wandernden Tochterkern endgültig zum Urgeschlechtszellkern stempelt. Denn in dieser Zelle zerfällt er nun allmählich in einzelne Brocken und wenn sie sich in der fünften Teilungsphase, den übrigen Zellen nachschleppend, teilt, gelangen zum erstenmal Bestandteile des Nähr-

zellmaterials in beide Tochterzellen. Diese offenbar im Zusammenhang mit den die Teilungsenergie hemmenden Einlagerungen stehende Verzögerung steigert sich in der Folge so sehr, daß die beiden Urgeschlechtszellen noch auf diesem Stadium stehen, wenn bei den übrigen Blastomeren der übernächste Furchungsschritt einsetzt. Erst auf einem 236-Zellenstadium finden wir vier Urgeschlechtszellen vor. Diese Verschiebung im Teilungsrhythmus ist, wie erwähnt, eine bei jeder frühzeitigen Geschlechtszellanlage notwendig auftretende Erscheinung. Man hat eine solche Art der Keimbahnbestimmung als den trophogamen Modus bezeichnet.

Zu Beginn der nun folgenden Gastrulation entstehen acht Keimzellen, die den Mesodermzellen (12) und Entodermzellen (8) folgend im Laufe derselben in das Blastocoel hineinsinken. Auch in den an-

schließenden Stadien sind sie stets durch die Nährzellkernreste, die ihr Plasma jetzt gleichmäßig in Körnchenform durchsetzen, mühelos zu erkennen.

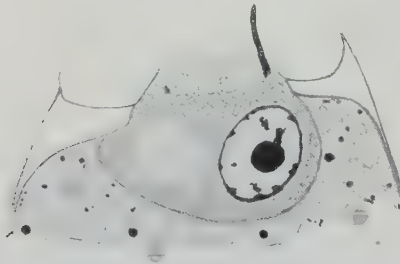


Fig. 150. Stück eines Eies von Sagitta mit der den Keimbahnkörper erzeugenden Zelle. Nach Buchner.

Es steht fest, daß die übrigen Cladoceren ganz entsprechende Verhältnisse aufweisen, nur erscheinen sie, soweit wir sie bereits beurteilen können, gelegentlich in etwas abgeänderter Form. Von Moina wissen wir zum Beispiel, daß

lediglich der Teilungsrhythmus etwas abgeändert ist. Auch die Keimbahnbestimmung bei den Wintereiern geht hier im Prinzip ebenso vor sich wie bei den bisher besprochenen parthenogenetischen Sommeriern. Hier liegt während der Befruchtung das Nährzelldegenerat ebenfalls schon im Ei, dessen deutoplasmatische Struktur nun eine andere ist. Da aber im Zusammenhang mit dem reicheren Dottermaterial die Furchung zunächst keine totale ist, vielmehr Zellgrenzen überhaupt nicht gebildet werden, so ist nur das ungefähre Gebiet der Keimbahnzelle zu bestimmen, die durch den randständigen Körper determiniert wird, der in anderen Fällen dicht neben einem Furchungskern gelagert ist, für den er sich bei den einzelnen Teilungsschritten jedesmal ausdrücklich entscheidet, also sich noch mehr den ursprünglichen Zuständen nähert.

Ähnliches gilt für Daphnia und Sida, wohl überhaupt für alle Cladoceren.

Die Übereinstimmung der Verhältnisse bei diesen Süßwasserkrebsen und den marinen pelagischen Sagitten ist eine merkwürdig weitgehende. Bei diesen ist es jedoch eine Zelle des Ovarialepithels, die schon viel früher als bei den Cladoceren in die noch unreife Ovocyte eindringt (Fig. 150). Bei der Ausbildung der Eihülle bleibt diese, durch die fremde eingewanderte Zelle bestimmte Stelle offen, so daß durch sie gleichzeitig, wie wir schon früher beschrieben, ein Mikropylenapparat gebildet wird. Auch hier degeneriert die Zelle im Eiplasma während der Abstoßung der Richtungskörperchen, die am entgegengesetzten Pol abläuft, so daß sie ebenso, wie bei Polyphemus, die vegetative Hälfte des Eies bestimmt (Fig. 151). Die

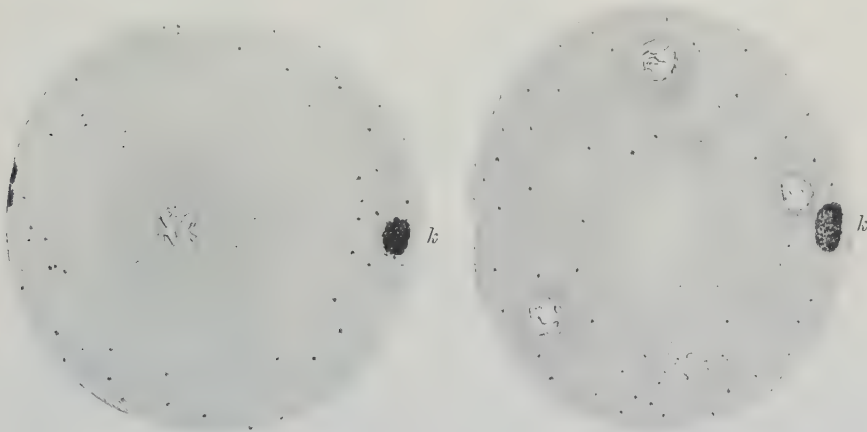


Fig. 151. Befruchtung und Morula von Sagitta. *k* = Keimbahnkörper. Nach Buchner.

ersten fünf Teilungsschritte werden durch den Körper ungleichwertig, beim fünften gelangt er in den Bereich eines Strahlungspoles, den er dadurch an seiner normalen Entfaltung hindert; auch hier hängt dies zeitlich und wohl auch ursächlich mit der Zertrümmerung des Körpers zusammen und hat außerdem zur Folge, daß die Keimbahnzelle bedeutend kleiner wird als die in dieser Mitose zum letzten Male abgegebene somatische Zelle. In den Boden der typischen Invaginationsgastrula gelangen zwei Urkeimzellen, die sich dort bald in vier teilen.

Die fremde Herkunft der Keimbahngranula ist hier also ebenso klar wie bei Krustazeen, die Strukturen, Formveränderungen, Verteilungsweisen sind völlig gleich.¹ Nur besitzt die einwandernde

1) Trotzdem ist die hier geschilderte Entstehungsweise nicht allgemein angenommen, sondern von einigen die Kontinuität zwischen den Resten der eingewanderten Zelle und dem alsbald ebendort erscheinenden Keimbahnkörper geleugnet.

Zelle bei den Sagitten nicht neben ihrer speziellen Funktion noch eine so große, dem Gesamtei zugute kommende ernährnde Bedeutung.

Es ist angesichts dieser weitgehenden Übereinstimmung bei den beiden so entfernten Tiergruppen auffallend, daß die den Daphnien nahen Copepoden Verhältnisse aufweisen, bei denen es sich zwar sicherlich um einen im Prinzip gleichen Vorgang handelt, der aber in mehreren Punkten beträchtlich abgeändert ist. Wohl haben sich

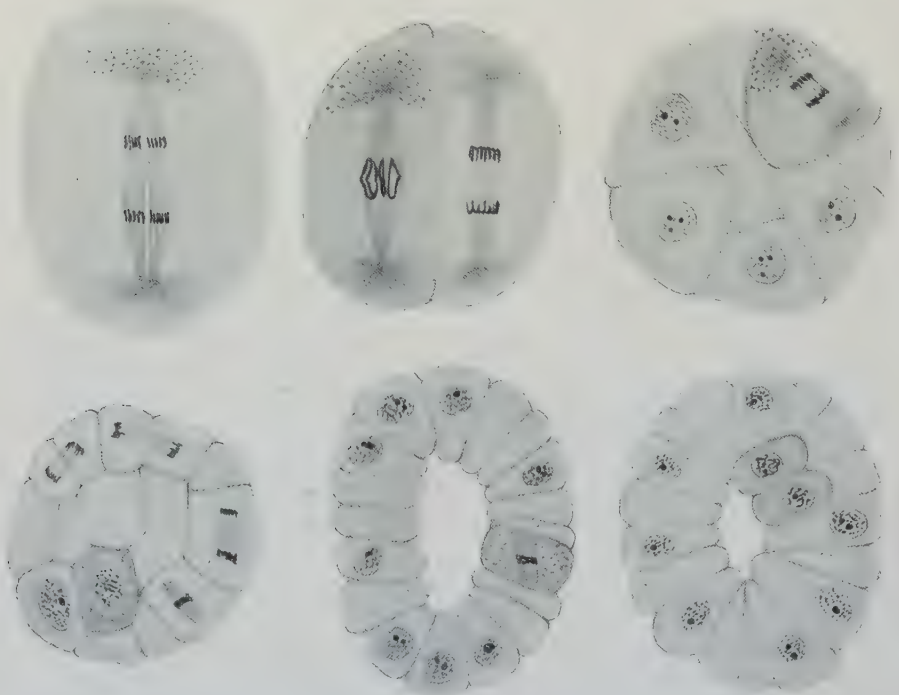


Fig. 152. Furchung und Keimbahnbestimmung bei Cyclops. Nach Amma.

auch hier bei all den zahlreichen untersuchten Formen stets spezifische, die Keimbahn begleitende Substanzen gefunden, aber sie sind morphologisch nicht kontinuierlich, sondern erleiden periodische Veränderungen derart, daß sie bei jedem Teilungsschritt vergehen und neu gebildet werden. Ihre Entstehung hat sich bis jetzt auch nicht auf eine trophische Einrichtung des Ovars zurückführen lassen. Das erste Erscheinen variiert ebenso wie die Einzelheiten der rhythmischen Resorption (Fig. 152).

Die Keimbahnsubstanz tritt stets in Körnchenform auf („Ektosomen“), in der Regel konnte sie erst beobachtet werden, wenn die

beiden dicht beisammenliegenden Vorkerne nahe vor der Auflösung der Kernmembran zur ersten Furchungsteilung stehen. Eine der beiden Sphären, die einander gegenüber in der Berührungsebene der Pronuklei stehen, ist anfangs von wenigen, später zahlreichen feinen Körnchen durchsetzt. Während der Mitose behalten sie Form und Lage bei, parallel der Rekonstruktion der hier getrennt bleibenden Tochterkerne (Gonomerie) verschwinden sie jedoch völlig, um erst zu Beginn der zweiten Furchungsmitose in der gleichen Zelle wieder zu erscheinen. Vier Teilungsschritte hindurch wiederholt sich dieser Vorgang, ganz wie bei den Cladoceren und den Chätognathen begleitet von einer sich steigernden Phasendifferenz im Rhythmus der Mitosen. Schon beim zweiten Teilungsschritt macht sich während des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen eine Verzögerung in der Körnchenzelle bemerkbar, die beim dritten andauert und beim vierten noch bedeutend wächst. Im 16-Zellenstadium nun teilen sich 14 Zellen synchron, dann folgt die körnerfreie Tochterzelle der letzten Körnerzelle, die wir nun wegen ihrer ausschließlichen Potenzen als Urentodermzelle bezeichnen dürfen, und erst wenn 56 Ektodermzellen und 4 Entodermzellen vorhanden sind, erfolgt die Teilung der einen Körnerzelle in zwei Urgeschlechtszellen. Während der Mitose treten wiederum neue Körner auf, diesmal aber nicht an einen Pol gehäuft, sondern im ganzen Plasma zerstreut. So liegen die Verhältnisse etwa bei *Cyclops strenuus* Fischer, der als unser häufigster Copepod in erster Linie für eine Nachprüfung in Frage kommt.

Eine Anzahl deutlicher Beziehungen zu dem von *Polyphemus* und *Sagitta* Berichteten liegt auf der Hand, was abweicht, wird durch Varianten, die bei anderen Arten vorkommen, diesem wenigstens genähert. Bei *Cyclops fuscus* verklumpen die Granula vor der Auflösung zu größeren Schollen und diese überdauern die Stadien der Neubildung kleiner Granula um ein erhebliches, so daß eben doch die Keimbahn stets von einem spezifischen, morphologisch sich offenbarenden Keimplasma begleitet wird. Ferner belehrt uns *Diaptomus coeruleus* Fischer, daß die Ektosomen doch schon früher und topographisch unabhängig von Kern und Sphäre auftreten können, nämlich längs eines Teiles der Eioberfläche, bevor die beiden Vorkerne die endgültige Größe und Lage eingenommen haben. Eine gesetzmäßige Lagebeziehung zur Reifespindel, wie bei Cladoceren, Sagitten und Insekten, ist dabei jedoch nicht vorhanden. Noch vor der ersten Teilung sollen sie sich dann auflösen und am Spindelpol

neu gebildet werden. Bei anderen *Diaptomus*-Arten ist aber von einem so frühen Auftreten nichts zu beobachten.

Jedenfalls können wir sagen, daß auch die Copepoden im ungefurchten Ei eine spezifische periphere Plasmasorte besitzen, die, ohne Beziehungen zum Eikern entstanden, die Keimbahn determiniert. Die ihr eingelagerten Körnchen direkt zu vergleichen mit den Keimbahnkörpern der Cladoceren und den sogleich von den Insekten zu beschreibenden geht aber zunächst nicht an. Vielleicht ist ihr merkwürdiges Kommen und Gehen als Ablagerung und Resorption von dem Keimplasma eigentümlichen Stoffwechselprodukten aufzufassen; hierfür könnte man den experimentellen Nachweis ins Feld führen, daß bei reichlich vorhandener Kohlensäure oder Stickstoff die Masse der Ektosomen bedeutend steigt, also vielleicht ihre Verbrennung hintangehalten wird.

Soweit bei Insekten eine Keimbahn vorhanden ist, schließen sich die Verhältnisse ziemlich eng an die der Cladoceren und Chätognaten an. Die Keimbahnkörper entstehen vor der Reifeteilung, unter Umständen schon in sehr jungen Ovocyten, ihre Genese steht in einem mehr oder minder deutlichen Zusammenhang zu den trophischen Einrichtungen des Eies und sie erleiden keinerlei rhythmischen Auf- und Abbau. Lähmung der Teilungsenergie, unipolarer Verteilung, Beziehungen der Sphäre zum Zerfallsprozeß des Körpers, der eine bipolare Verteilung einleitet, allen diesen Faktoren begegnen wir wieder. In noch weitgehendem Grade als bei den Cladoceren finden sich endlich auch hier vielfach sekundäre Abänderungen, die durch die superfizielle Furchung bedingt sind.

Die Struktur der Substanz ist eine ziemlich wechselnde. Es kann sich um eine unter der Oberfläche des hinteren Eipoles liegende zarte Platte feinsten Körnchen handeln, wie bei *Calliphora* und den Chrysomeliden, eine kappenförmige hintere Zone des Eies kann völlig durchsetzt sein von besonders intensiv färbbarem Staub (*Cecidomyiden*), oder wir finden scharf umschriebene kompakte oder stark vakuolisierte Körper vor, die als mannigfach gelappte Scheibe (*Chironomus*), als linsenförmig (*Camponotus*), wurstförmig oder kugelig (bei *Ichneumoniden* und *Chalcididen*) erscheinen können.

Was die Zeit und die Art der Entstehung betrifft, so sind auch sie in den Einzelheiten ziemlich wechselnd. Sehr früh tritt¹ die erste Anlage der Substanz bei *Camponotus* und bei *Asphondilia* (Dipteren)

1) Nach unveröffentlichten Untersuchungen.

auf. In ersterem Fall ist am hinteren Pol der jungen Ovocyte, wenn sie noch nicht viel größer ist als die Nährzellgruppe, eine intensiver gefärbte Plasmainsel aufzufinden, die sich bei stärkerer Vergrößerung als ein Komplex von Waben bekundet, die mit Körnchen dicht beschickt sind. Nach unten und seitlich grenzen sie sich scharf gegen die körnerfreien Waben des Eiplasmas ab, nach oben gehen sie allmählich in sie über. Daß es sich um einen Niederschlag aus dem von dieser Seite in das Ei gelangenden Nährstrom handelt, machen andere Objekte sehr wahrscheinlich. Später grenzt sich diese Plasmaportion allseitig scharf ab, verdichtet sich, ohne ihre Wabenstruktur zu verlieren, und wird linsenförmig.

Bei Ichneumoniden zieht vielfach eine granuliert besondere Straße von der Eintrittsstelle der Nährbahn zu dem sich bildenden Körper. In Fig. 153 ist sie, nachdem dieser fertig geworden ist, nur noch in Resten zu erkennen. Bei den Insekten stellt er also nicht das Degenerat der Nährzellen selbst dar, sondern ein sich spezifisch weiterentwickelndes Nährzellsekret. Das wird besonders deutlich, wenn an der Unterseite der diesmal tief in das junge Eiplasma sich eindrückenden Nährzellgruppe ein besonders beladenes Plasma auftritt, das sich bald in zwei Portionen teilt, von der die untere zur Keimbahnsubstanz wird, die obere bei der Dotterbildung sich langsam im Plasma löst (Asphondilia).

Wo dies auch nicht so klar zutage tritt, werden wir doch eine im Prinzip gleiche Entstehungsweise annehmen dürfen. Recht verzögert und etwas modifiziert scheint sie bei dem leicht zugänglichen Chironomus zu sein.¹ Bevor die eine große Nährzelle sich in das Eiplasma ergießt, ist keine polare Differenzierung in ihm zu erkennen. Wenn dies aber eintritt, ist, wie wir schon gesehen haben (Seite 141),



Fig. 153. Keimbahnkörper in einem Ichneumonidei (vorn und seitlich eine Randzone von Karyomeriten; vgl. S. 126).
Original.

1) Nach unveröffentlichten Untersuchungen.

das Ei in seiner Mitte von Inseln dieses fremden Plasmas erfüllt. Der nun in dessen hinterste Region geratende Teil scheint dort zu einem unregelmäßigen Gebilde zusammenzufließen, das sich rasch verdichtet und sehr stark färbt und dessen oft ganz phantastische Gestalt eben durch eine solche Entstehung sich erklären würde (Fig. 154).



Fig. 154. Entstehung des Keimbahnkörpers im Chironomusei. Original.

Hier können wir nun auch ohne allzu große Schwierigkeit das Verhalten dieser Substanz bei der Embryonalentwicklung studieren. Sie zerbröckelt frühzeitig und wenn die ersten vier Furchungskerne zur Oberfläche aufsteigen, so rückt einer von ihnen mit seinem um-

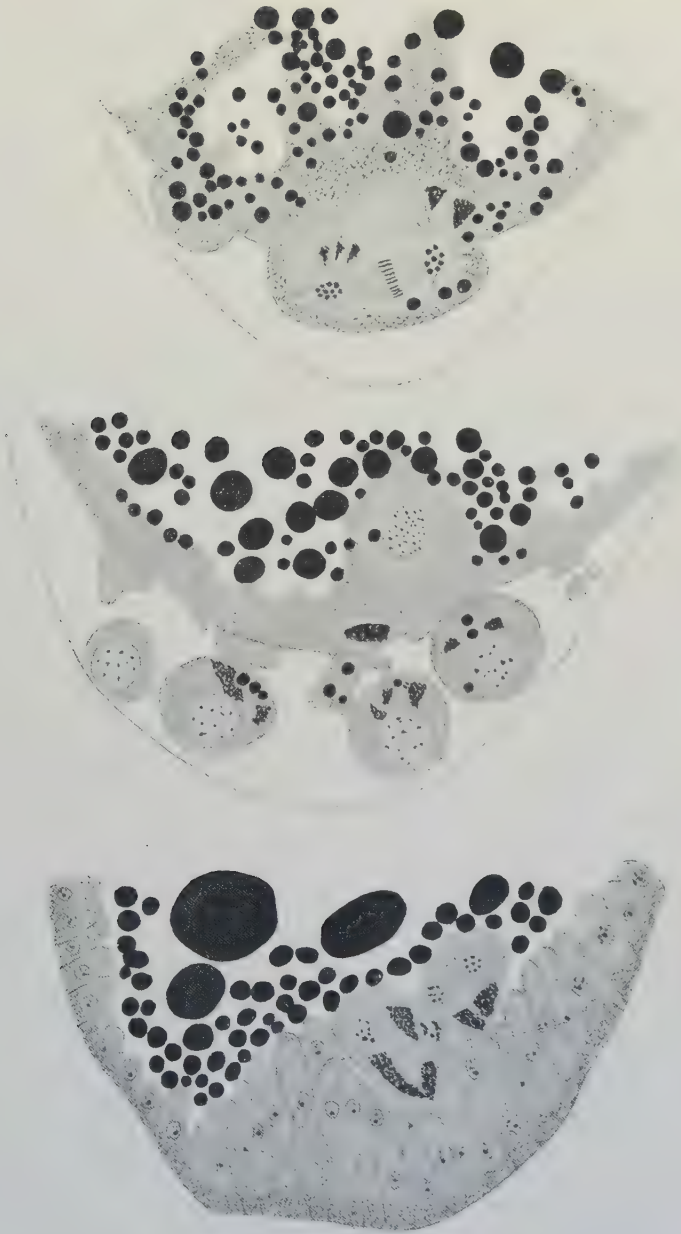


Fig. 155. Entwicklung der Geschlechtszellen im Chironomusembryo.
Nach Hasper.

gebenden Plasma in diesen Bereich des Keimhautblastems; er buchtet es über die Eioberfläche vor und teilt sich hiebei, jeweils später als die Kerne in körnerfreien Teilen des Blastems. Die körnelige Masse gewinnt hiebei Lagebeziehungen zu den beiden Sphären der tangential zur Eioberfläche stehenden Mitose und gelangt so in die beiden schließlich ganz von dem Ei abgeschnürten Zellen, die sog. Polzellen. Diese teilen sich noch einmal in vier Zellen, von denen jede Keimbahnsubstanzen mitbekommt. Inzwischen haben sich die unbeladenen Furchungszellen lebhaft vermehrt und ein dichtes epithelial geordnetes Blastoderm erzeugt auch dort, wo die Urgeschlechtszellen sich abschnürten. Zwischen dieses hindurch schlüpfen sie nun wieder zurück in das Innere des Embryos, wo ihre Kerne sich nochmals teilen, ohne daß es im Gefolge zu einer Plasmateilung käme. Noch wenn schon paarige junge Geschlechtsdrüsen in dem Würmchen vorhanden sind, kann man ihre besonderen Einschlüsse erkennen. Wie sie sich aber weiterhin in deren Entwicklung zu Hoden einerseits, Ovar andererseits verhalten, ist leider unbekannt (Fig. 155).

Haben wir es hier mit einem sehr frühen und geregelten Ausscheiden der Urgeschlechtszellen (mit dem zweiten Teilungsschritt) zu tun, so ist dies sonst bei den Insekten keineswegs immer der Fall. Bei Cecidomyiden geht es, wie wir im nächsten Kapitel noch sehen werden, mit dem dritten Teilungsschritt vor sich, bei Chrysomeliden aber geben vier Dotterzellen, die keinen gemeinsamen Ursprung besitzen, 16 Polzellen den Ursprung, aus denen 64 Urgeschlechtszellen hervorgehen. Dabei gibt es aber mannigfache Übergänge zu gewöhnlichen Blastodermzellen, die, peripher gelegen, nur einen Bruchteil an Keimbahnsubstanz erhalten.

Eine totale Furchung kommt bei den Insekten, abgesehen von den Collembolen, nur wenigen parasitischen Hymenopteren zu. Da diese auch Keimbahnkörper besitzen, ist es klar, daß sie uns erhebliche Abweichungen vom Typus des Chironomus oder gar der Chrysomeliden bieten müssen. Wir haben die merkwürdigen Eier der Chalcididen schon kennen gelernt, als wir die abnorm großen Richtungskörperplasmen beschrieben, aus denen dann die ernährende Hülle des Trophamnion hervorgeht (Seite 180). Der Keimbahnkörper gelangt hier (bei *Litomastix*) ähnlich wie etwa bei *Sagitta* bei der ersten Furchungsteilung nur in eine Blastomere, ebenso bei der zweiten. Vom Vierzellenstadium an macht sich die Hemmung der Teilungsgeschwindigkeit durch denselben bemerkbar. Er fließt kappenförmig auf dem Kern auseinander und zerfällt in der Folge in Körner,

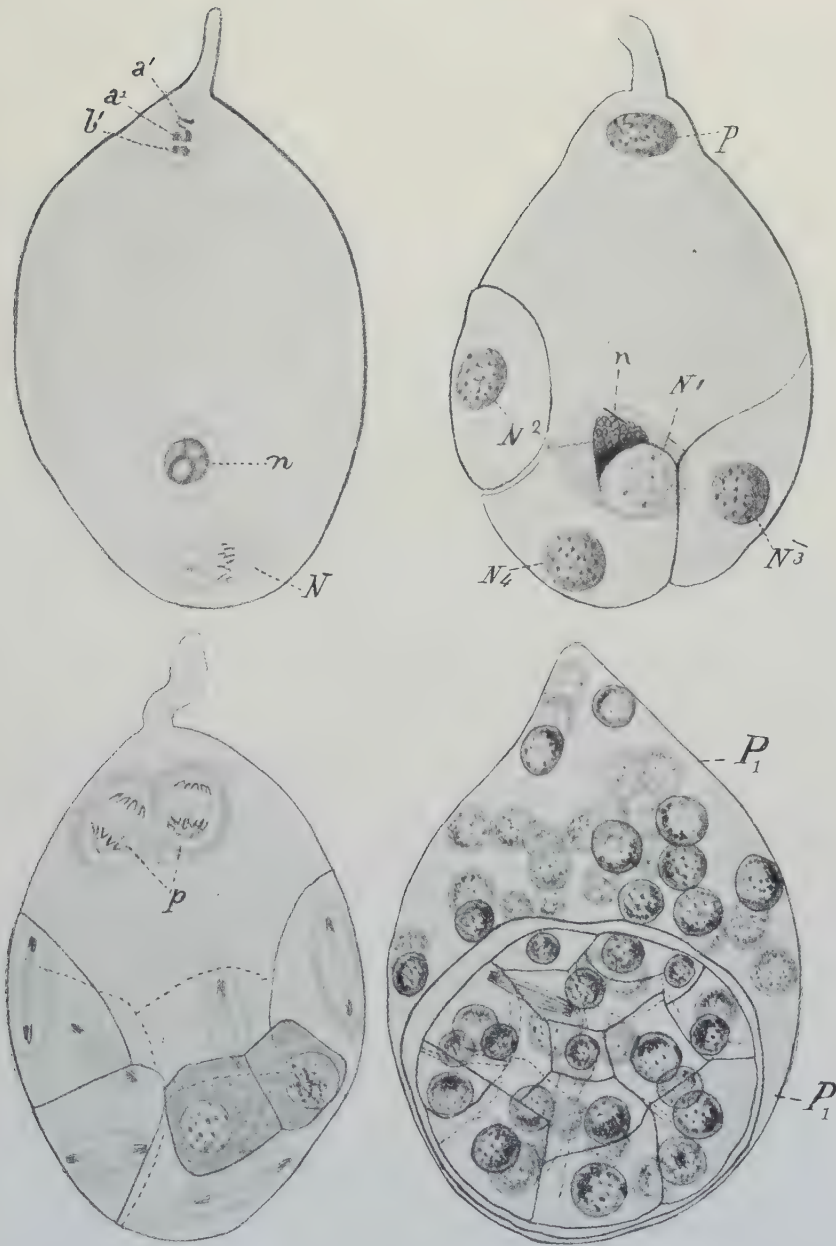


Fig. 156. Furchung und Keimbahn des Litomastixeies.
n Keimbahnkörper. *P*, aus *a*, *a'*, *b'* (dem Richtungschromatin) gebildeter Kern,
 bzw. dessen Teilungen. *P*₁ Richtungskörperplasma. *N* erste Furchungsteilung.
*N*_{1, 2, 3, 4} Furchungskerne. Nach Silvestri.

die beim nächsten Teilungsschritt auf beide Tochterzellen gelangen und deren Plasma gleichmäßig durchsetzen. Diese sind noch in Ruhe, wenn die übrigen 6 Zellen schon auf Telophasenstadien stehen, die zu 12 somatischen Zellen führen. Die Körnerzellen geben nur wieder ihresgleichen den Ursprung, mit dem zweiten Teilungsschritt ist also bereits ihre definitive Trennung vom Soma erreicht (Fig. 156). Wir haben schon erwähnt, daß diese Form in der Folge Polyembryonie zeigt. Hierbei kommt es merkwürdigerweise zum Teil zu rückgebildeten, völlig des Geschlechtsapparates entbehrenden Tieren. Es liegt nahe, dies so zu erklären, daß bei der Zerklüftung des Embryos in viele sekundäre Keimkugeln die zu solchen Tieren führenden keine Abkömmlinge der Urgeschlechtszellen mitbekommen haben, was leicht geschehen kann, da diese zur Zeit des Zerfalls eine zusammenhängende Gruppe mit größeren Kernen und dunklerem Plasma darstellen.

Nahe Verwandte, wie *Encyrtus* oder *Oophthora*, bilden erst spät Zellgrenzen aus, so daß erst bei Bildung des Blastoderms die Urgeschlechtszellen definitiv festgelegt werden.

Welches die spezielle Wirkungsweise dieser Substanzen ist, ist zurzeit noch unbekannt. Mit Sicherheit dürfen wir aber annehmen, daß sie den Stoffwechsel der Zelle und damit auch den Kern irgendwie beeinflussen. Dies wird besonders auch noch aus dem von den Somakernen abweichenden Verhalten der Keimbahnkerne bei *Miastor* (Kap. 20) hervorgehen. Neben dem eben erwähnten Naturexperiment besitzen wir einen Nachweis von der unumgänglichen Notwendigkeit derselben für die Bildung von Geschlechtsdrüsen für *Chrysomeliden*. Nach operativer Entfernung des hinteren Eiplasmas vermag die Larve keine Urgeschlechtszellen mehr zu bilden. Notwendig muß wie schon erwähnt, bei der Beurteilung der Erscheinung in Betracht gezogen werden, daß nahe verwandte Tiere ein solches äußerlich erkennbares Keimzellplasma nicht besitzen, so daß den Substanzen möglicherweise keine primäre determinierende Rolle zuzuschreiben ist, sondern sie ähnlich wie wir es bei den Mosaikeiern vermuteten, nur ein spezifisches Bildungsplasma gelegentlich begleiten. Ihre Genese ist eine ziemlich einheitliche, in innigem Zusammenhang mit den generativen Nährzellen stehende, denn daß Phagocytose degenerierender und Aufnahme von Sekreten funktionierender Nährzellen nichts prinzipiell Verschiedenes ist, hat uns Kap. 9 gezeigt. Daß es sich um den Mitochondrien homologe Substanzen handelt, ist bei solcher Entstehung so ziemlich ausgeschlossen. Bei Tieren, deren Eier keine

generativen Nährzellen besitzen, konnte bisher auch keine plasmatisch bestimmte Keimbahn gefunden werden.

MATERIAL UND TECHNIK

Cladoceren, Sagitten, Copepoden, Chironomus, Ichneumoniden, Camponotus, Calliphora.

Die Einwanderung der Nährzelle in das Ei ist bei einer großen Anzahl von Cladoceren nachgewiesen worden (*Moina rectirostris* und *paradoxa*, *Daphnia pulex* und *longispina*, *Sida crystallina*, *Polyphemus pediculus* und *oculus*, *Bythotrephes longimanus*). Es können demnach wohl überhaupt alle Cladoceren verwendet werden, um auf frühen Furchungsstadien die allmählich zerfallenden Reste der eingewanderten Nährzelle aufzusuchen und auch während und nach der Gastrulation die Keimzellen an ihrem spezifischen Plasma zu erkennen. Man schneidet die Embryonen in dem mütterlichen dorsalen Brutraum. Die im allgemeinen große Durchsichtigkeit gestattet leicht, in Leben die Stadien zu erkennen und auszuwählen. Einfacher sind Bilder von Ovarialeiern mit den verschiedenweit rückgebildeten Nährzellen zu erhalten. Manche Cladoceren, z. B. der sonst wegen seiner dotterarmen, sehr durchsichtigen Eier besonders günstige *Polyphemus*, lassen sich jedoch nicht längere Zeit im Aquarium züchten, und neigen dort sehr zu störenden abnormen Entwicklungsvorgängen. In solchen Fällen fixiert man den gesamten Fang an der Fundstelle und sucht unter dem eventuell mit Boraxkarmin vorgefärbten Material die gesuchten Stadien aus. Bei den widerstandsfähigen Daphnien, die wir hiezu jederzeit unseren Zimmeraquarien entnehmen können, stößt man nicht auf diese Schwierigkeit.

Wir wählen nur Weibchen mit Sommereiern und färben die Schnitte mit Heidenhainschem Hämatoxylin und Lichtgrün. Ein vergleichendes Studium der Keimbahndetermination der Cladoceren fehlt bis jetzt noch, so daß man darauf gefaßt sein muß, auf unter Umständen beträchtliche Abweichungen bei der einen oder anderen Form zu stoßen.

Sagitten sind, wie schon erwähnt, jederzeit von der Neapler Zoologischen Station fixiert zu beziehen (Sublimatgemische). Längsschnitte durch das Hinterende erwachsener Weibchen zeigen leicht die verschiedensten Stadien der Einwanderung der merkwürdigen Zelle (Delafieldsches oder Heidenhainsches Hämatoxylin und Eosin); Furchungsstadien sind nur am Meere zu züchten. Hierbei stößt man bei den zarten pelagischen Tieren auf große Schwierigkeiten. Sie

leben in kleinen Gefäßen nur sehr kurze Zeit und legen zudem ihre glasig durchsichtigen Eier in den ersten Stunden nach Mitternacht ab. Wesentlich günstiger ist die auf Ulven kriechende *Spadella*, die im großen und ganzen die gleichen Verhältnisse besitzt.

Bei allen Copepoden wird die Keimbahn durch Ektosomen bestimmt. Man kann daher gesunde Tiere aus den Zimmeraquarien oder frisch mit einem groben Planktonnetz gefangene verwenden, muß aber mit den beträchtlichen Variationen der Vorgänge bei den einzelnen Arten rechnen. Meist wird es sich um eine Cyclops- oder Diaptomusart handeln, wie sie sich in unseren Tümpeln während eines großen Teiles des Jahres in Menge finden lassen. Es gibt Copepoden, die sich fast das ganze Jahr hindurch geschlechtlich vermehren und solche, die einen, zwei oder auch mehrere Höhepunkte ihrer Fortpflanzungstätigkeit in einem Jahr erleben (perennierende, monocyclische, dicyclische, polycyclische Arten). Die Kenntnis dieser Dinge wird die Materialverschaffung oft wesentlich erleichtern.¹ Man tut am besten, die Tiere, die in reger Vermehrung begriffen sind, was sich an der Zahl der Eiersäckchen tragenden Weibchen erkennen läßt, in nicht zu kleinen Gefäßen nach dem Laboratorium zu tragen. Die Widerstandsfähigkeit der Cyclops- und Canthocamptusarten ist hierbei eine bedeutend größere als der Diaptomusarten. Im Laboratorium isoliert man die vor der Ablage stehenden Weibchen, d. h. solche, die keine Eiersäckchen tragen, aber gefüllte, dunkle Eileiter aufweisen. Als Nahrung gebe man in das Aquarium pflanzlichen Detritus und Fadenalgen; unter solchen günstigen Umständen erfolgt die Ablage normal und gelegentlich so lebhaft, daß unter 100 Tieren in einer Stunde etwa 20 Tiere ihre Eier ablegen (Amma). Natürlich darf man nicht vergessen, auch eine genügende Anzahl Männchen in das betreffende Glas zu setzen.

Bei der Begattung nimmt das Rezeptakulum seminis des Weibchens die Spermien auf. Die Besamung der Eier erfolgt während ihres Austritts aus der Geschlechtsöffnung, die Richtungskörperbildung nach der Befruchtung. Zwischen Eiablage und Verschmelzung der beiden Vorkerne verstreichen je nach der Art, um die es sich handelt, 1 bis 4 Stunden. Ebenso schwankt Eigroße und Dotterreichtum sehr. Größere Arten haben größere, kleinere Arten kleinere Eier. Canthocamptus und die Cyclopsarten haben feinscholligen Dotter und sind

1) Man orientiere sich bei: E. Wolf, Die Fortpflanzungsgeschichte unserer einheimischen Copepoden. Zool. Jahrbücher. Bd. 22. 1905.

deshalb leichter zu studieren als Diaptomus- und vor allem Hetero-copearten.

Auf solche Weise kann man systematisch eine lückenlose Serie von Eifurchungsstadien erhalten, wenn man die nun Säckchen tragenden Weibchen isoliert und in regelmäßigen Intervallen fixiert. Die einzelnen Furchungsschritte bedürfen etwa je einer Stunde. Es kann natürlich auch hievon Abstand genommen werden und lediglich aus dem fixierten Gesamtfang eine Anzahl Entwicklungsstadien auswählen. Man gießt dann den Fang durch einen Gazetrichter und stülpt diesen in die Fixationsflüssigkeit. Als Fixationsmittel wird empfohlen: das Gilsonsche Gemisch und in erster Linie ein Sublimat-Alkoholgemisch (3 bis 4 g Sublimat auf 100 ccm 50 proz. Alkohol), das vor der Anwendung auf etwa 40° C zu erwärmen ist. Osmiumgemische sind ungünstig, ebenso eine Färbung der Schnitte mit Heidenhainschem Hämatoxylin, weil dadurch auch andere Granula außer den Ektosomen sich schwärzen; es ist daher Delafieldsches Hämatoxylin vorzuziehen. Man schneidet die ganzen Säckchen, nachdem man sie mit Boraxkarmin vorgefärbt hat.

Bezüglich der leicht zu beschaffenden Chironomiden siehe S. 15 u. 159. Die Larven und Puppen enthalten noch keine Stadien der Keimbahndetermination im Ovar. Auch in den eben geschlüpften Tieren sind die Eier noch zu jung. Man muß also zwei oder drei Tage alte Weibchen wählen. Während es leicht ist, den fertig gebildeten Körper aufzufinden, macht es einige Schwierigkeit, die ersten Stadien der Entstehung zu erhalten. Um Entwicklungsstadien zu erhalten, läßt man die Tiere im zugedeckten Aquarium ablegen.

Bezüglich Ichneumoniden und Camponotus siehe S. 131. Calliphora, die Schweißfliege, ist leicht erhältlich. In einem Käfig legen die Tiere auf rohes Fleisch auch sehr rasch ihre Eier ab; Lucilia, die Aasfliege, tut dies auch schon, wenn sie in ein enges Glas eingesperrt wird. Als Fixierungsflüssigkeit ist Petrunkevitchs Gemisch zu wählen, auch heiße Hermannsche Flüssigkeit ist besonders empfohlen worden.

Literatur

- Amma, K.** *Über die Differenzierung der Keimbahnzellen bei den Copepoden.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 6. 1911.
- Buchner, P.** *Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Oogenese und Spermatogenese.* Festschrift f. R. Hertwig. Bd. 1. Jena 1910.

- Häcker, Val.** *Die Keimbahn bei Cyclops.* Arch. mikr. Anat. Bd. 49. 1897.
- — *Über das Schicksal der elterlichen und großelterlichen Kernanteile.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 37. 1903.
- Hasper, M.** *Zur Entwicklung der Geschlechtsorgane von Chironomus.* Zool. Jahrbücher. Abt. Anat. Bd. 31. 1911.
- Hegner, R. W.** *The origin and early history of the germ cells of some Chrysomelid Beetles.* Journ. Morphol. Vol. 20. 1909.
- — *Effects of removing the germcell-determinants from the eggs of some Chrysomelid Beetles.* Biol. Bull. Vol. 16. 1908.
- — *Studies on germ cells. I. The history of the germ cells in insects with special reference to the Keimbahn-Determinants. II. The origin and significance of the Keimbahn-determinants in animals.* Journ. Morph. Bd. 25. 1914.
- Kahle, W.** *Die Pädogenese der Cecidomyiden.* Zoologica Heft 55. 1908.
- Kühn, A.** *Die Sonderung der Keimesbezirke in der Entwicklung der Sommer-eier von Polyphemus pediculus de Geer.* Zool. Jahrbücher. Abt. Anat. Bd. 35. 1912.
- Noack, W.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Musciden.* Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 70. 1901.
- Silvestri, Fil.** *Contribuzioni alla conoscenza biologica degli Imenotteri parassiti I—IV.* Annal. della R. Scuola Sup. d'Agricoltura di Portici. Vol. VI (1906) u. Vol. VIII (1908).
- Weismann, A. und Ishikawa, C.** *Über die Parakopulation im Daphnienei, sowie über Reifung und Befruchtung desselben.* Zool. Jahrbücher Bd. 4. 1889.
-

20. Kapitel

Keimbahnbestimmung durch Diminution

Neben der Möglichkeit, den Stammbaum der Geschlechtszellen vom Anfang der Entwicklung an an besonderen Plasmaeinschlüssen, die nur für diese reserviert bleiben, zu erkennen, besteht noch eine zweite, allerdings viel weniger verbreitete, indem die Somazellen eines besonderen Kernanteils verlustig gehen. Lange Zeit war ein derartiger Vorgang nur bei *Ascaris megalocephala* und einigen verwandten Askariden bekannt, bis ein ähnlicher Prozeß auch bei einem Insekt (*Miastor*) dargelegt werden konnte und für *Chaetopterus* wahrscheinlich gemacht wurde.

Wir gehen aus von den Vorgängen bei *Ascaris megalocephala*. Die erste Furchungsteilung des Tieres haben wir schon früher kennen gelernt. Sie ließ keinerlei differenzierenden Faktor erkennen. Die vier großen Chromosomen wurden, längsgespalten, beiden Tochterzellen in gleicher Weise zugeteilt. Eine Merkwürdigkeit, die nun ihre Erklärung finden wird, bestand allerdings darin, daß die Tochterkerne nicht ihre gewohnte runde oder ovale Form annahmen, sondern acht nach der Zellgrenze zu schauende Zipfel zeigten, die dem Kern das Aussehen eines Euters gaben. In diese Zipfel ragt je ein Chromosomenende hinein, das in der Regel eine größere Tendenz, bis zur nächsten Teilung kompakt zu bleiben, besitzt als die den Kernraum durchziehenden Mittelteile (Fig. 157). Diese Differenz innerhalb eines Chromosoms ist der erste Hinweis auf den nun beim zweiten Teilungsschritt einsetzenden Diminutionsvorgang.

Die beiden Mitosen stehen hiebei derart senkrecht zueinander, daß sie eine T-Figur darstellen. Eine derselben läuft wiederum normal ab, in der anderen, dem Querbalken des T entsprechenden aber macht sich auf dem Äquatorialplattenstadium eine tiefgreifende Veränderung an den Chromosomen bemerkbar. Jeweils die äußeren Enden bleiben kompakt, die verbindenden Teile aber zerfallen in eine Kette kleiner stäbchenförmiger Chromosomen. Diese allein erleiden nun eine quere Teilung, rücken auseinander und bilden je einen Blastomerenkern, der oval, sehr chromatinarm und ohne hervor-

tretende Zipfel erscheint, die Enden bleiben in der Ebene der Äquatorialplatte liegen und gelangen, dem Zufall überlassen, in die beiden oder in eine der Tochterzellen, in deren Plasma sie allmählich resorbiert werden. Diese haben also einen Teil ihres Chromosomen-



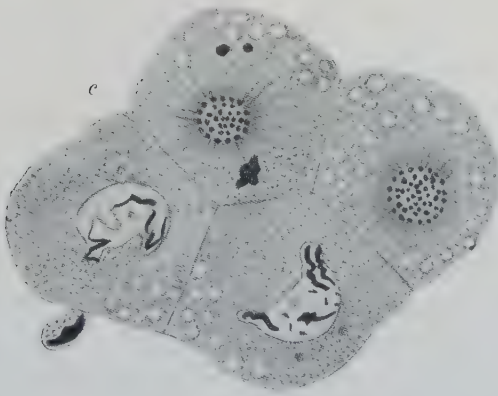
Fig. 157. Erste Furchungsteilung von *Ascaris megalocephala*. Original.

bestandes verloren, haben diminuiert. Das ausgestoßene Chromatin nennen wir das Diminutionschromatin. Der Zerfall der Chromosomen hiebei in niedere Einheiten darf uns nicht wundernehmen. Wir haben einen solchen Aufbau schon aus Strukturbildern und theoretischen Überlegungen erschließen müssen (vgl. S. 66). (Fig. 158.)

Diese Teilung läuft viel schneller ab als die normale, die noch auf dem Stadium der Anaphase steht, wenn erstere schon zur Ruhekernbildung geführt hat. Aus ihr gehen natürlich große chromatinreiche Kerne hervor. Die Fig. 158b gestattet uns eine Merkwürdigkeit der Askarisfurchung zu beobachten, auf die nebenbei



Fig. 158. Furchung und Diminution bei *Ascaris*.
Nach Boveri.



aufmerksam gemacht sei. Während der Kernrekonstruktion bilden die betreffenden Zellen überall dort, wo sie an Nachbarzellen grenzen, deutliche Plasmawülste aus, die erst schwinden, wenn die nächste Teilungsfigur erscheint.

Es bilden nun auch die Zellen vorübergehend eine T-Figur; aber schon gegen Ende der Teilung des senkrecht stehenden Balkens wird sie wieder aufgegeben, indem die distale Zelle sich zu einer der Zellen des wagerechten Balkens herüberschiebt, an diese sich anlegt und zwischen sie und ihre Schwesterzelle einkeilt, so daß eine rhombische Figur entsteht (Fig. 158c). Die diminuierten Zellen eilen nun wieder

in der Teilung voraus, ihre Mitosen stehen senkrecht zur Ebene unserer Figur und bilden aufs neue jetzt und für alle Zukunft nur zahlreiche kleine Chromosomen und kleine ovale Tochterkerne. Ihre Nachkommen geben lediglich somatischen Zellen den Ursprung; die beiden anderen verhalten sich wieder verschieden, die eine, die ihren Ort verändert hatte, behält das gesamte Chromosomenmaterial, die andere diminuiert.

Die Bildung des 16-Zellenstadiums erfolgt nach dem gleichen Schema, 15 Zellen bekommen reduzierte kleine Kerne, eine das gesamte Chromatin, und so noch bei zwei weiteren Furchungsschritten. Also erst nach fünf Teilungsphasen gibt die Keimbahnzelle keine somatischen Zellen mehr ab, sondern vererbt auf ihre Nachkommen die vier Chromosomen in gleicher Weise, ist demnach als Urgeschlechtszelle zu betrachten.

Um eine solche merkwürdige Differenzierung der Kerne zu erklären, läge es nun zunächst nahe, eine qualitativ verschiedene Chromosomenteilung als Grundlage anzunehmen, wobei das eine Tochterchromosom die Eigenschaft, in der Folge einen Teil abzustoßen, besitzt, das andere nicht. Es wäre von großer prinzipieller Bedeutung, besonders für die Auffassung von der Organdifferenzierung, wenn sich ein solcher Vorgang hier mit Sicherheit nachweisen ließe. Bisher haben wir ja keinerlei Anhaltspunkt für eine solche Vorstellung gewonnen. Aber auch bei dem vorliegenden Objekt, das doch so sehr dazu geeignet erscheinen muß, trifft dies nicht zu. Neuerdings angestellte Beobachtungen an anormalen Askaris-Embryonen machen es vielmehr sicher, daß die Kerne a priori völlig gleichgeartet sind und daß es im Plasma lokalisierte Faktoren sind, die den Kern und damit den Ablauf der Diminution beeinflussen, eine Möglichkeit, die wir bereits früher erwogen haben (S. 294). Schon morphologisch findet sich ein Hinweis darauf in einer bei manchen Tieren besonders deutlichen Heteropolie des Eies vor der ersten Teilung, indem die eine Hälfte, die bei der Furchung in den senkrechten Balken des T eingeht, beträchtlich dotterreicher ist als die andere, die den ventralen Teil des Embryos erzeugt. Nun führt aber weiterhin die Dispermie bei Askaris nach einem spontanen Zerfall in vier Blastomeren zu Embryonen mit ein, zwei oder gar drei Keimbahnen, indem ebenso viele auf der queren Zelle senkrecht stehende Zellen gebildet werden. Eine genauere Analyse dieser Zustände läßt nur den Schluß zu, daß es lediglich die Umgebung ist, in welche die Kerne geraten, die sie veranlaßt zu diminuierten oder nicht, so daß wir auch hier, wo es

anfangs nicht zu erwarten war, auf die in den beiden voranstehenden Kapiteln schon betonten wichtigen, die Kernfunktion nach verschiedenen Richtungen beeinflussenden Kräfte stoßen, die im Plasma lokalisiert sind.

In dem einzigen, sonst genauer bekannten Fall einer Diminution geht eine plasmatische Bestimmung ungleich deutlicher Hand in Hand, diesmal aber liegt die letztere ganz im Rahmen der im vorhergehenden Kapitel beschriebenen Verhältnisse. Das parthenogenetisch, nach Ausstoßung nur eines Richtungskörpers sich entwickelnde *Cecidomyidenei*

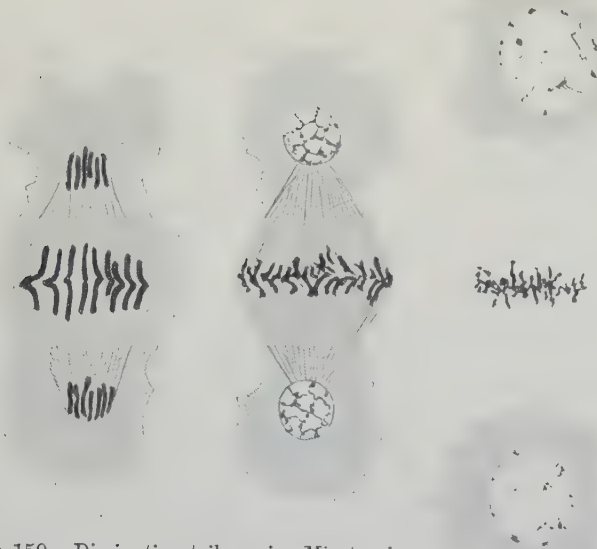


Fig. 159. Diminutionsteilung im Miastorei.
Nach Kahle.

(Miastor) erleidet zuerst zwei gewöhnliche Furchungsmitosen. Von den so entstehenden vier Furchungskernen wandert der hinterste mit dem umgebenden gewöhnlichen Plasma zu dem an diesem Pol ausgebildeten dunkel granulierten Keimbahnplasma. Beim nächsten Teilungsschritt stoßen die drei übrigen Kerne in der Telophase einen beträchtlichen Teil ihrer bandförmigen Chromosomen ab, der einer Zellplatte ähnlich zwischen den Tochterkernen liegen bleibt, die vierte Zelle teilt sich ohne zu diminuiieren und liefert so eine distale Urgeschlechtszelle mit dem granuliertem Plasma und eine somatische Furchungszelle, die in den Dotter zurücksinkt und nichts von dem besonderen Plasma zugeteilt bekommt. Wenn nun beim nächsten Teilungsschritt die

übrigen Kerne nochmals diminuieren, folgt sie ihrem Beispiel. War die erste Chromatinreduktion in quantitativer Hinsicht ziemlich variabel, so verläuft diese zweite in geregelteren Bahnen. Die Urgeschlechtszelle ruht währenddem, erst wenn im Soma 28 Zellen entstehen, teilt sie sich wieder, ohne hier oder in ihren Abkömmlingen zu diminuieren. Das ausgestoßene Chromatin aber liegt noch lange im Inneren des Eiplasmas, bis es resorbiert wird (Fig. 159).

Eine noch ungeklärte Merkwürdigkeit des interessanten Objektes ist ferner, daß mit dem zweiten Diminutionsprozeß eine durch typische Tetradenfiguren eingeleitete Pseudoreduktion der Chromosomenzahl einsetzt, die in der Urgeschlechtszelle fehlt.

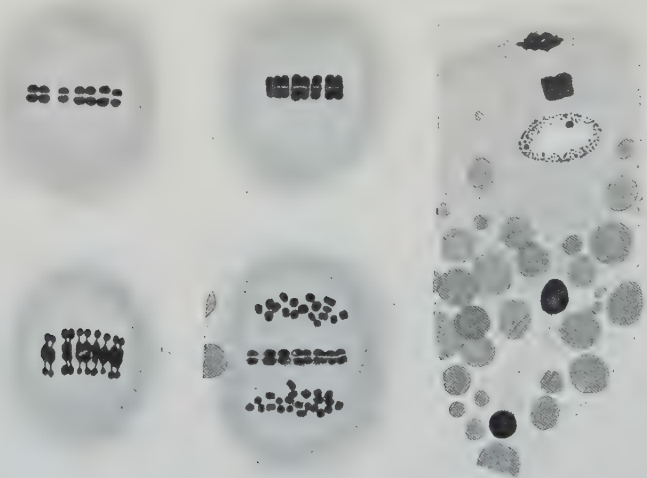


Fig. 160. Erste und zweite Reifeteilung des Eies von *Lymantria dispar*.
Nach Seiler.

Wenn auch die Einzelheiten von denen bei *Ascaris* ziemlich weit abweichen, so handelt es sich doch sichtlich um einen prinzipiell gleichen Vorgang. Die Geschlechtszellen bekommen Chromosomenteile mit, die den Somazellen auf dem Wege der Degeneration entzogen werden, so daß wir notwendig schließen müssen, daß diese Substanzen den ersteren für ihre Weiterentwicklung oder für ihre vererbende Fähigkeit unerläßlich sind, zu den Aufgaben des Somas, also der histologischen Differenzierung und den Funktionen der verschiedenen Gewebszellen unnötig, ja vielleicht sogar hinderlich sind.

Es sei noch kurz verwiesen auf eine Erscheinung, die vielleicht mit der Diminution in gewisser Beziehung steht. Eine Ver-

minderung der chromosomalen Substanz haben wir auch schon am Ende des Eiwachstums kennen gelernt, wenn die im Laufe ihrer Funktionsperiode beträchtlich angewachsenen Tetraden durch Abschmelzungsnukleolen Material abgaben. Wir haben dies als Trophochromatin angesehen, das, als nicht den idioplasmatischen Funktionen dienend, bei der Eireifung überflüssig ist. Eine solche Reinigung wird übrigens wohl vor jeder gewöhnlichen Mitose im abgeschwächten Maße vorkommen. Gelegentlich aber macht es den Eindruck, als ob sie verspätet, erst während der Reifeteilungen durchgeführt würde. So sind vielleicht Bilder in Lepitoptereneiern zu erklären, welche eine Abtrennung ganz beträchtlicher Chromosomenteile in beiden Reifeteilungen dartun, die dann zellplattenähnlich in der Äquatorialebene liegen bleiben und einen Kern, gelegentlich auch eine Art Karyomeriten bildend, zugrunde gehen (Fig. 160).

Es ist nicht zu leugnen, daß solche Bilder lebhaft an echte Diminutionsfiguren erinnern. Ob man aber einer einheitlichen Auffassung dieser Vorkommnisse zuliebe recht hat, auch in den dicken Enden des Askarischromosoms Trophochromatin zu sehen, das ausnahmsweise nur in den Somazellen abgestreift wird, in den Geschlechtszellen aber zu besonderen funktionellen Zwecken erhalten wird, bleibt noch dahingestellt. Kann man doch auch gerade die umgekehrte Vermutung hegen, daß das Diminutionschromatin Vererbungschromatin darstellt, das die Somazellen als einen unnötigen Ballast von sich werfen.

MATERIAL UND TECHNIK

Askaris.

Zum Studium der Diminution kommt nur Askaris in Betracht. Wie man Furchungsstadien erhält, haben wir schon mitgeteilt (vgl. S. 39). Auch hier wird sich die merkwürdige Variabilität der Individuen bemerkbar machen; manche Tiere zeigen die Erscheinungen besonders schön, in anderen findet man unklarere Bilder, ohne daß stets die Fixierung dafür verantwortlich gemacht werden kann.

Literatur

Bonnevie, Chr. *Die Chromatindiminution bei Nematoden.* Jen. Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 36. 1901.

Boveri, Th. *Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von Ascaris megalocephala.* Anat. Anzeiger Bd. 2. 1887.

Buchner, Praktikum der Zellenlehre I.

- Boveri, Th.** *Die Entwicklung von Ascaris megalocephala mit besonderer Rücksicht auf die Kernverhältnisse.* Festschrift f. C. v. Kupffer. Jena 1899.
- — *Die Blastomerenkerne von Ascaris megalocephala und die Theorie der Chromosomenindividualität.* Arch. f. Zellforsch. Bd 3. 1909.
- Seiler, J.** *Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Nebst einem Beitrag zur Kenntnis der Eireifung, Samenreifung und Befruchtung.* Arch. f. Zellforsch. Bd. 13. 1914.
- Heria, V.** *Étude des variations de la mitose chez l'Ascaride megalocephala.* Arch. Biolog. Bd. 13. 1893.
- Kahle, W.** *Die Pädogenese der Cecidomyiden.* Zoologica Bd. 55. 1908.
- Meyer, O.** *Zelluläre Untersuchungen an Nematodeneiern.* Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. 29. 1895.
-

Verzeichnis der wichtigsten Objekte

Allium	Distomum	Piscicola
Amoeben	Dytiscus	Saccocirrus
Aphiden	Feuersalamander	Sagitta
Aplysia	Frosch	Scyllium canicula
Ascaris	Gryllus	Seeigel
Ascidien	Helix	Seestern
Astacus	Heuschrecken	Sycandra
Bombus	Lacerta	Taube
Chironomus, Larven und Imagines	Maus	Tegenaria
Copepoden	Myzostoma	Thysanozoon
Daphnia	Paludina	Trichomonas
Diplogaster	Paramaecium	Vermetus
	Patella	Wanzen (Lygaeus)

Verzeichnis der technischen Dinge

Spezielles siehe unter den Namen der betreffenden Tiere

Agar 17	Formol 295
Altmannsche Granulafärbung 207	Gelatinelösung 51
Anilinwasser-Safranin 16	Gentianaviolett 90
Anilinwasser-Säurefuchsinlösung 207	Giemsafärbung 51
Ausstriche von Spermien 90, 280	Glykogenfärbung 129 f.
Befruchtungstechnik bei Echinodermen 40, 184	Glykogen und Fett gleichzeitig zu fixieren 130
Benda-Mevessche Mitochondrienfärbung 69	Hämatoxylin nach Delafield 15
Bestsches Karmin 129 f.	Heidenhainsches Eisenhämatoxylin 15
Biondi-Triacidlösung 89 f.	Hermannsche Flüssigkeit 149
Blastomeren-Isolation, künstl. 294	Jodgrün-Fuchsinfärbung 119
Carnoysche Flüssigkeit 39	Jodjodkalium 15
Delafieldisches Hämatoxylin 15	Jodtinktur 15
Einbetten von Eiern 41	isosmotische Medien für Spermien 89
Eisenhämatoxylin nach Heidenhain 15	Kalkfreies Seewasser 294
Erythrosin 70	Kristallviolettgemisch nach Benda 69
Essigsäurekarmin nach Schneider 70	Maceration von Spermien 90
Fettfärbungen 129	Membranbildung, künstliche 246
Fett und Glykogen gleichzeitig zu fixieren 130	Methylenblau zur Mikropylanderstellung 166
Flemmingsches Gemisch 16	Mitochondrienfärbung 69
	Müllersches Gemisch 167

- Nährböden für Amöben 17
 Naphtholgelb 70
 Nukleolenfärbungen nach Zimmermann 119
 Nukleolenfärbungen nach Obst 119
 Obstsche Nukleolenfärbung 119
 Parthenogenese, künstliche, bei Seeigel und Seestern 244 ff.
 Perennysches Gemisch 39
 Petrunkewitschs Fixierungsgemisch 17
 Pikrinessigsäure 41
 Plasmafarben 15
 Rosanilinlösung zur Mikropylendarstellung 166
 Safranin-Lichtgrün 118
 Salkindsche Polychromfärbung 70
 Schaudinnsche Flüssigkeit 17
 Schneiders Essigsäurekarmin 70
 Sublimat-Alkoholgemisch 313
 Sublimat-Eisessig 15
 Sublimatlösung, konzentrierte 14
 Sudan III 129
 Simultanfärbungen 70
 Toluidinblau 70
 Tusche, flüssige, zur Mikropylendarstellung 166
 Zenkersches Gemisch 118
 Zimmermannsche Nukleolenfärbung 119

Verzeichnis der zitierten Autoren

Bei mehrfach zitierten Arbeiten ist hier nur angegeben, wo sie zum ersten Male erwähnt werden

- Altmann, R. **94**, 18
 Alvérides, Fr. **13**, 18
 Amma, K. **11**, 313
 Armbruster, L. **13**, 231
 Artom, C. **12**, 223
 Athias, M. **10**, 185
 Baehr, W. B. von **07**, **09**, 223
 Balbiani, E. G. **69**, **70**, **72**, 150; **83**, **93**, 131
 Ballowitz, K. **88**, **90**, **90**, 92; **90**, 91
 Bambecke, Ch. van **98**, 131
 Baltzer, Fr. **08**, 42; **14**, 267
 Benda, C. **98**, 92
 Berghs, J. **04**, **05**, 71
 Blackmann, M. W. **05**, 92
 Blanckertz, R. **10**, 185
 Blochmann, F. **82**, 296
 Bonnevie, Chr. **01**, 323; **08**, 42; **08**, 71; **13**, 42
 Bösenberg, M. **05**, 104
 Boveri, Th. **87**, 185; **87**, 321; **88**, 42; **90**, 209; **99**, 322; **00**, 209; **01**, 42; **01**, 296; **04**, 18; **07**, 71; **09**, 42; **10**, **11**, 267
 Brammertz, W. **13**, 131
 Brauer, Aug. **94**, 223
 Broman, J. **01**, **02**, 92
 Browne, R. **33**, 18
 Brunelli, G. **07**, 71; **09**, 267
 Buchner, P. **09**, **10**, 71; **10**, **11**, 120; **12**, **13**, 131; **14**, 197; **14**, 209
 Bütschli, O. **92**, 18
 Carazzi, D. **04**, 296
 Carnoy, J. B. **84**, 42
 Cary, L. R. **09**, 223
 Coe, W. R. **99**, 185
 Conklin, E. G. **05**, **05**, **05**, 296
 Correns und Goldschmidt **13**, 267
 Crampton, H. E. **96**, 296; **99**, 131
 Davis, H. S. **08**, 71
 Dehorne, A. **11**, 42
 Delage, Iv. **02**, **02**, **08**, 246; **12**, 247
 Dobell, Cl. **09**, **14**, 52
 Doflein, Fr. **11**, 52
 Doncaster, L. **06**, **10**, **11**, 223
 Driesch, H. **91**, **96**, **01**, **09**, 296
 Duesberg, J. (s. a. Meves) **07**, 71; **08**, 92; **10**, 71; **12**, 131; **13**, 296
 Edwards, C. L. **10**, 267
 Eigenmann, C. H. **90**, 167
 Eisen, G. **00**, 71
 Fauré-Fremiet, E. **10**, 132
 Federley, H. **13**, 280
 Fick, R. **06**, 71

- Fischel, A. **98**, **02**, 296
 Fischer, A. **99**, 18
 Flemming, G. **82**, 18
 Floderus **96**, 168
 Foot, K. **96**, 296
 Fries, W. **09**, 223
 Gelei, J. **13**, 120
 Giardina, A. **01**, 151
 Gilson, G. **85**, **86**, **88**, 104
 Gläser, H. **12**, 52
 Godlewski, E. jun. **09**, 296
 Goldschmidt, R. **02**, 185; **08**, 71; **09**, 168
 Goldschmidt s. a. Correns
 Görich, W. **03**, 151
 Granata, L. **09**, 232
 Gregoire, V. **05**, 71; **08**, 120; **10**, 71;
12, 42
 Griffin, B. B. **99**, 186
 Gross, J. **01**, 43; **03**, 151; **04**, 71; **05**,
 151; **07**, **12**, 267
 Günthert, Th. **10**, 151
 Häcker, V. **92**, 186; **97**, 134; **02**, 209;
03, 314; **07**, 71
 Hartmann, M. **11**, 18
 Hartmann und Kisskalk, K. **10**, 52
 Hasper, M. **11**, 314
 Hegner, R. W. **09**, **08**, **14**, 314
 Heidenhain, R. **07**, 18; **94**, 43
 Heider, K. **00**, 296; **06**, 71
 Henking, H. **92**, 186
 Herbst, C. **00**, 296
 Herla, V. **93**, 322
 Hermann, F. **93**, **97**, 92
 Hertwig, O. **90**, 72
 Hertwig, R. **92**, 209; **96**, 247; **98**, 52;
06, 120; **12**, 223
 Hertwig, O. u. R. **90**, 18
 Hindle, E. **10**, 247
 Janicki, C. **11**, 52
 Janssens, F. A. **00**, 72
 Jollos, V. **10**, 52
 Jordan, H. E. **11**, 267
 Jørgensen, M. **08**, **10**, 151; **10**, 120;
13, 120; **13**, 43
 Kahle, W. **08**, 314
 Kemnitz, G. A. v. **12**, 168; **14**, 281
 Kühn, A. **08**, 224; **12**, 314
 Koltzoff, N. R. **08**, 92; **06**, 104
 Korff, K. v. **99**, 92
 Korschelt, E. **86**, 151; **87**, 168; **91**,
 18; **93**, 151; **95**, 186; **06**, 104
 Kostanecki, K. **06**, 209; **04**, **08**, 247
 Kostanecki u. Wierzejski **96**, 209
 Kuschakewitsch, S. **10**, **13**, 281
 Kupelwieser, H. **09**, **12**, 247
 Lams, H. **07**, 132; **08**, 232; **09**, 186;
10, 43; **10**, 281
 Lebrun, H. **01**, **01**, 186
 Lefevre, G. **07**, 247
 Leuckart, R. **55**, 168
 Lillie, Fr. R. **01**, 186; **06**, 296; **12**, 210
 Loeb, J. **06**, **09**, 247
 Loisel, G. **00**, 168
 Lundegårdh, H. **12**, **12**, 43
 Maas, O. **93**, 151
 Macallum, A. B. **08**, 18
 Marcus, H. **06**, 72
 Maréchal, J. **06**, 120
 Matscheck, H. **10**, 186
 Mayer, A. **08**, 104
 Mc Clung, C. E. **02**, 267
 Mc Gregor, J. H. **99**, 92
 Mc Gill, C. **06**, 120
 Mead, A. D. **98**, 186
 Mendel, G. **01**, 72
 Meves, Fr. **96**, 72; **97**, 18; **97**, **99**, **01**,
 92; **03**, 281; **07**, 232; **11**, **12**, 210;
14, 210
 Meves, Fr. u. Duesberg, J. **08**, 232
 Meyer, O. **95**, 322
 Moenkhaus, W. J. **04**, 72
 Mohl, H. v. **46**, 18
 Montgomery, Th. H. jr. **99**, 18; **01**,
 72; **06**, **11**, 267
 Morgan, T. H. **96**, **99**, 247; **05**, 72;
09, 267
 Morril, C. V. **10**, 268
 Müller-Calé, K. **13**, 224
 Munson, J. P. **12**, 132
 Nachtsheim, H. **13**, 186
 Nägler, R. **09**, 52
 Nemeč, B. **97**, 132
 Neumann-Mayer **14**, 52
 Obst, P. **99**, 120
 Ortner-Schönbach, P. **13**, 168
 Otte, H. **07**, 72

- Öttinger, R. **09**, 105
 Pantel, J. et de Sinéty, R. **06**, 92
 Paulke, W. **00**, 151
 Payne **10**, 267
 Petrunkevitch, A. **04**, 247
 Popoff, M. **07**, 120
 Prowazek, S. v. **04**, 52
 Rabes, O. **00**, 168
 Rabl, C. **89**, 43; **06**, 296
 Reinhardt, L. **13**, 105
 Retzius, G. o. **J.**, 92; **05**, **06**, 281; **11**, 120; **12**, 168
 Rhumbler, L. **96**, **97**, 43; **02**, 19
 Romieu, M. **11**, 105
 Rosenberg, O. **04**, **09**, 72
 Rosenbusch, F. **09**, 52
 Rückert, J. **92**, 120; **94**, 186; **10**, 210
 Russo, Ach. **12**, 168
 Saedeleer, A. de **12**, 186
 Schaudinn, F. **11**, 52
 Schaxel, J. **11**, 132; **10**, 168
 Schellenberg, E. **11**, 210; **13**, 267
 Schleiden **38**, 19
 Schleip, W. **08**, **08**, **09**, 224; **11**, 267; **12**, 224
 Schmidt, A. H. **98**, 168
 Schneider, K. C. **10**, 43
 Schockaert, R. **02**, 186
 Schreiner, A. u. K. E. **06**, **06**, 72; **08**, 92
 Schultze, M. **61**, **63**, 19
 Schwann, Th., **39**, 19
 Seiler, J. **14**, 268
 Senna, A. **10**, 151
 Silvestri, P. **06**, 186; **08**, 314
 Sinety, R. de **01**, 72
 s. a. Pantel
 Sobotta, J. **99**, 168
 Sobotta, J. u. Burekhardt, G. **10**, 186
 Spitschakoff, Th. **09**, 105
 Stauffacher, H. **94**, 168
 Stevens, N. M. **05**, **06**, 268
 Strassburger, E. **80**, 43; **05**, 72
 Sutton, W. S. **02**, **09**, 72
 Terni, T. **14**, 72
 Thesing, C. **04**, 92
 Tönniges, C. **02**, 92
 Stricht, O. van der **98**, **11**, 132; **98**, 186
 Veydovsky, F. **11—12**, 43; **07**, **11**, 72
 Veydovsky, F. u. Mrazek **03**, 43
 Waldeyer, W. **06**, 105
 Wassermann, F. **13**, 120
 Wassilief, A. **07**, 268; **02**, 247
 Weehler, W. M. **97**, 151; **95**, 186
 Weismann, A. **83**, **85**, 72
 Weismann, A. u. Ishikawa, C. **89**, 314
 Wenjon, C. M. **07**, 52
 Wilson, E. B. **92**, **93**, 296; **01**, 247; **04**, 296; **05**, **05**, **06**, **09**, **09**, **10**, **11**, 268; **12**, 72
 Wilson, E. B. u. Mathews, A. P. **95**, 186
 Winiwarter, H. v. **00**, 72
 Yatsu, N. **05**, 247
 Zacharias, E. o. **J.**, 19
 Zarnik, B. **11**, 268
 Zelinka, C. **12**, 105
 Ziegler, H. E. **91**, 43; **95**, 210
 Zoja, R. **95**, 296
-

Inhaltsverzeichnis

Die liegenden Zahlen deuten an, daß dort technische Dinge über das Objekt zu finden sind.

A

Abschmelzungsnukleolen 107, 117, 321
Acanthocystis (Mitose) 46 f., 50
Acholla (Heterochromosom) 257 f.
Achsenstab bei Flagellaten 48 f.
Acridium (Samenreifung) 69
Acrosom 73
Actinosphärium (Plasmastruktur) 11, 18
Äquationsteilung 63
Äquatorialplatte 23
Akzessorisches Chromosom 249 ff. (s.
auch Heterochromosom)
Albumine 14
Aleurodes (Eireifung) 184 f.
Allium (Wurzelspitzen) 7, 25 ff., 31, 38 f.
Altmanns Granulalehre 13
Alveolarsaum 11
Ameisen (Eireifung) 214
— (Keimbahn) 304 f.
— (Symbionten) 126
Amitose 20 ff.
Amoeba diploidea 50
Amöben (Mitosen) 44, 17
— (Plasmastruktur) 11, 17
Amphibien (exper. Parthenogenese) 241
Amphimixis 203
Amphinukleolen 114
Amphioxus (Follikel) 161, 167
— (Furchung) 283
Amphiuma 63
Anadonta (Nährzellen) 154, 166
Anaphase 24
Ancyracanthus (Heterochromosom) 253 f.
— (Spermien) 96
Angiostomum (Darmepithel) 21
— (Heterochromosomen) 262 f.
Anobium (Eiplasma) 125, 130
Aphiden (Eireifung) 216 f., 223
— (Heterochromosomen) 261 f.
— (Nährzellen) 142 f., 150
Aplysien (Dotterlappen) 288

Aporrhais (oligopyrene Spermien) 279
Apyrene Spermien 275 ff.
— — (bei Cerithium) 275
— — (bei Conus) 276
— — (bei Lepidopteren) 275 f.
— — (bei Vermetus) 277 f., 280
— — (Funktion) 279
Arbacia (Eipigment) 123
Arion (Eiplasma) 125
— (Eireifung) 32, 33
Ascaris (Befruchtung) 192 ff., 208
— (Diminution) 315 ff., 39
— (Dispermie) 318
— (Eireifung) 31, 178, 181 f., 39
— (Furchungsteilungen) 26 f., 32, 39,
315 ff.
— (Glykogenbildung) 166
— (Heterochromosomen) 254
— (Spermien) 94 ff., 104
Ascidienembryo 289, 292
Ascidieni (Chromatizität des Plasmas)
123, 167
— (Plasmaschichtung) 288 f., 295
— (Testazellen) 159 f., 167
Asphondilia (Keimbahn) 304 f.
Astacus (Eiplasma) 124, 130, 104
— (Spermien) 100 f.
Asterias s. Seestern
Aulastomum (Versonsche Zelle) 139
Autosom 249

B

Bacillus (Eireifung) 219
Barschei (Follikel) 162
Basalkörner 49
Basichromatin 8
Basichromatizität des Eiplasmas 123
— — (bei Ascidien) 123
— — (bei Thysanozoon, Balanus usw.)
130
Basichromiolen 8

Bastardierung (art- und stammfremde)
 242, 282
 — (Mendelsches Gesetz) 64 f.
 — (Seeigel) 41
 Befruchtung 187 ff.
 — (bei *Ascaris*) 192 ff.
 — (bei *Asterias*) 196 f.
 — (bei *Diplogaster*) 199 f.
 — (bei *Distomum*) 190 f.
 — (bei *Paguriden*) 102
 — (bei *Physa*) 202
 — (bei rhabdozölen Turbellarien) 188
 — (bei *Saccocirrus*) 188 f.
 — (bei Seeigeln) 197 f.
 Befruchtungsmembran 197 f.
 — (künstlich erzeugt) 234, 243
 Besamung 187 ff.; s. auch Befruchtung
 Biene (Samenreifung) 226 ff.
 Bienenei (Karyomeriten) 131
 — (Eireifung) 178, 212 ff.
 Blastomerenisolation 283; s. auch Isolation
 Blatta (Heterochromosom) 253
 Blepharoblast 49
Bodo lacertae (Teilung) 48, 51
Bombyx mori (Parthenogenese) 219
Bonellia (Geschlechtsbestimmung) 265
 Brown, R. 1
 Bukettstadium 58 f., 106 f.
 — (bei Wanzen) 257
 Bürstenchromosomen 108 ff.
 Bütschlis Wabentheorie 12
Bythina (oligopyrene Spermien) 275

C

Camponotus (Ausfall der Reduktion) 230
 — (Keimbahn) 304 f.
 — (Karyomeriten) 125 f., 131
Carchesium 47
Cariden (Spermien) 101 f., 104
Cecidomyiden (Keimbahnbestimmung
 durch das Plasma) 308, 319 f.
 — (Diminution) 319
Centropyxis (Mitose) 46
Cerebratulus (Zentren de novo) 241
Cerithium (apyrene Spermien) 275
 Cerkarien 222
Chaetopterus (Diminution?) 315
 — (Dotterlappen) 288

Chalcididen (Eireifung) 180 f.
 — (Keimbahn) 308 f.
 — (Trophamnionbildung) 180 f.
Chemotaxis 187
Chironomus (Keimbahn) 305 ff.
 — (Nährzellen) 141, 149
 — (Speicheldrüsen) 5 ff., 15 f.
 Chitin in Samenzellen 98, 100 ff.
Chlamydothrips (Mitose) 45
Chondriokonten 66
Chondriosomen 66
Chorionin 155
Chorionbildung 155 f.
Chromatin 4
Chromatinemission 124
Chromatinnucleolus 9
Chromidien 68, 124
Chromiolen 4, 58
Chromosomen 23
 — (Individualität) 29
 — (Konjugation) 61
 — (Koppelung) 213
 — (Neubildung, angebliche) 107 f.
 — (überzählige) 259
 — (ungerade Zahl) 249 ff.
 — (Reduktion) 53 ff.
 — (Verschiedenwertigkeit) 54
Chromosomen u. Geschlechtsbestimmung
 249 ff.
Chrysomeliden (Keimbahn) 308, 310
Cikaden (Amitose) 20, 37
Ciliaten (Teilung) 47 f., 51
Cione (Testazellen) 167
Cladoceren (Keimbahn) 298 ff.
 — (Spermien) 98
Clavellina (Testazellen) 159
Cocciden (Eireifung) bei Parthenogenese
 216 f., 223
 — (*Aleurodes*, Eireifung) 184 f.
Coccidien 45
Coelenteraten (Follikel) 154
Collembolen (Furchung) 308
Colymbetes (Nährzellen) 147 f.
Conus (apyrene Spermien) 276
Copepoden (Eireifung) 182 f.
 — (Keimbahn) 302 ff.
Copromonas 48
Corpus luteum 158, 164

Cnidarien (Nährzellen) 134
 Creseis (Heterochromosomen) 265
 Culex (Heterochromosom) 257
 Cyclas (Eibildung) 152, 166
 — (Nährzellen) 152 f.
 Cyclops (Eireifung) 183, 185
 — (Keimbahn) 302 f.
 Cynthia (Plasmaschichtung) 288 f.
 Cypris (Eireifung) 221

D

Daphnia (Keimbahn) 300
 Dendrocoelium (Eiwachstum) 118
 Dentalium (Dotterlappen) 288, 295
 — (Furchung) 288
 Desmose 23, 48, 75, 78, 80
 Devescovina 50
 Diaptomus (Keimbahn) 303
 Digamete s. Heterochromosom
 Diminution 315 ff.
 — (Bedeutung) 321
 — (ähnliche Erscheinung bei Lepidopteren) 321
 Dinophilus (Nährzellen) 137
 Diplogaster (Befruchtung) 199 f., 208 ff.
 Diplotänes Stadium 59, 109
 Direkte Teilung s. Mitose
 Discus proligerus 164
 Dispermie der Seeigeleier 54 f.
 Distomum (Eibildung) 165 f.
 — (Befruchtung) 190 f., 207
 Dominanz 64
 Dotterbildung (im Ei) 121 ff.
 — (im Kern) 126
 Dotterhaut des Eies 157
 Dotterkern 127
 — (bei Holothuriern) 131
 — (bei Limulus) 129
 — (bei Pholcus) 127
 — (bei Scolopendra, Geophilus, Glomeris) 131
 — (bei Tauben) 131
 — (bei Tegenaria) 127 f.
 — (bei Wirbeltieren) 128
 Dotterlappen bei Würmern und Molusken 288, 295
 Dotterzellen bei Trematoden 165, 190
 Drepanosiphum (Nährzellen) 150

Drohne s. Biene
 Dytisciden (Nährzellen) 147 f., 150

E

Echinaster 41, 109
 Echinoderen (Spermien) 93 f.
 Echinodermen (Blastomerenisolation) 284 f.
 — (Eifollikel) 154
 — (Spermien) 86, 91; s. a. Seeigel und Seesterne
 Eidechsen s. Lacerta
 Eireifung (allgemein) 169
 — (bei Arion) 32 f.
 — (bei Ascaris) 31, 178, 181 f.
 — (bei Asterias) 169 ff.
 — (bei Aleurodes) 184 f.
 — (bei Chalcididen) 180
 — (bei Copepoden) 182 f.
 — (bei Distomum) 190 f.
 — (bei Gordius) 177
 — (bei Honigbienen) 178, 212 ff.
 — (bei Lepidopteren) 321
 — (bei Nephelis) 174
 — (bei Ophryotrocha) 174
 — (bei Planarien) 174
 — (bei Polystomum) 175
 — (bei Piscicola) 34, 173 f.
 — (bei Thysanozoon) 175 f.
 — (bei Wirbeltieren) 179
 Eireifung bei experimenteller Parthenogenese 232 ff.
 — — (bei Asterias) 236 ff.
 — — (bei Mactra) 241
 — bei physiologischer Parthenogenese 211 ff.
 — — (bei Ameisen) 214
 — — (bei Aphiden und Cocciden) 216 f.
 — — (bei Artemia) 219
 — — (bei Bacillus) 219
 — — (bei Bienen) 212 ff.
 — — (bei Lepidopteren) 219
 — — (bei Miastor) 218
 — — (bei Neuroterus) 215
 — — (bei Ostracoden) 221
 — — (bei Polyphemus) 220
 — — (bei Psychiden) 219
 — — (bei Rhodites) 214

Eireifung bei physiologischer Partheno-
genese (bei Rotatorien) 222
— — (bei Trematoden) 222
Eiwachstum; Plasmaverhältnisse 121 ff.
— — (bei Anobium) 125
— — (bei Ascaris) 122
— — (bei Ascidien) 123
— — (bei Camponotus) 125
— — (bei Limulus) 129
— — (bei Tegenaria) 127
— — (bei Tenebrio) 121
—; Chromosomenverhältnisse 106 ff.
— — (bei Asterias) 107, 118
— — (bei Dendrocoelium) 118
— — (bei Gryllen) 111
— — (bei Piscicola) 108, 42
— — (bei Selachiern) 109 ff., 119
—; Nukleolenverhältnisse 106 ff.
— — (bei Amphibien) 115, 119
— — (bei Gryllen) 116 f., 119
— — (bei Knochenfischen) 115, 119
— — (bei Patella) 114, 119
— — (bei Sagitta) 115, 120
— — (bei Selachiera) 115 f., 119
— — (bei Unio) 119
— s. auch Nährzelleneinrichtungen und
Eistiele 153 f. [Follikelbildungen
Ektosomen 302
Elementareigenschaften 66
Elementarwaben 11
Empfängnishügel 197
Enchylema 4
Encyrtus (Keimbahn) 310
Endstück (des Spermiums) 78
Euphausia (Spermien) 98

F

Fette im Eiplasma 120
Fibrillen (Spermiaschwanz) 88
Fibrine 14
Fitchia (Heterochromosom) 257
Flagellaten (Teilung) 48, 51
Flagellospermien 73
Flußkrebs s. Astacus
Follikelzellen 56, 132, 152 ff.; s. auch
Nährzellen (somatische)
Forficula (Nährzellen) 141, 150
Froschovar 130

G

Geiselinserktion 48
Gelastocoris (Heterochromosom) 257 f.
Generationswechsel 211 ff.
— (Chromosomenmechanismen) 261 ff.
Generative Nährzellen 133
Geophilusei (Dotterkern) 131
Geotriton 68
Geschlechtsbestimmung durch Chromo-
somen 248 ff.
— — (bei Aphiden) 264
— — (bei Bonellia) 265
— — (epigame) 264 f.
— — (bei Fröschen) 264
— — (bei Inachus) 265
— — (und Mendelismus) 266
— (willkürliche) 264 f.
— (progame) 263
Geschichte der Zellenlehre 1 ff.
Giardinas Ring 147
Ginkgo 36
Glanzkörper 95 ff., 193
Glomerisei (Dotterkern) 131
Glykogen (im Eiplasma) 121 ff.
— (im Kern) 126
— (bei Ascaris) 166
Gonocyten 56
Gonomerie 303
Gordius (Eicentriol) 177
Granulosa 164
Gryllen (Eiwachstum) 111, 116 f., 119
— (Heterochromosom) 266
— (Samenreifung) 69

H

Halteridium 49
Harmonisch-äquipotentielles System 285
Hauptstück (Spermiaschwanz) 73
Helix (Spermien) 80, 91
Hermaphroditismus (und Heterochromo-
somen) 262
— (anormal) 265 f
Hemipterenei (Nährzellen) 142
Henle 1
Hertwig, O. und R. 3
Heterochromosom 249 ff.
— (bei Angiostomum) 262 f.
— (angebliche, bei Echinodermen) 260
— (bei Aphiden) 261 f.

Heterochromosom (bei Blatta) 253
 — (bei Culex) 257
 — (bei Fitschia, Gelastocoris, Acholla) 257 f.
 — (bei Gryllus) 253, 266
 — (bei Lepidopteren) 260
 — (bei Lygaeus) 255 f.
 — (bei Mermiria) 253
 — (bei Nematoden) 253 f.
 — (bei Orphanina) 249
 — (bei Oedipoda u. a. Heuschrecken) 249 f., 266
 — (bei Phylloxera) 262
 — (bei Pteropoden) 265
 Heteroderagallen 21
 Heteropyknose, progressive 253
 Heterozygot 65
 Heuschreckenhoden 69
 Hirudo (Versonsche Zelle) 139
 Holothurienei (Eistiel) 154
 — (Dotterkern) 131
 Homozygot 65
 Honigbiene s. Biene
 Hummelei (Karyomeriten) 131
 Hydroiden (Nährzellen) 135
 Hyperpyrene Spermien 275
 Hypertonisches Seewasser bei Parthenogenese 234

I

Ichneumoniden (Karyomeriten im Ei) 131
 — (Keimbahn) 305
 Idiochromatin 117
 Idiochromosom 255
 Idioplasmatische Harmonie 202
 Idiozom 73
 — (als Spitzenstück) 76 f.
 Ilyanassa (Dotterlappen) 288
 Inachus (Geschlechtsbestimmung) 265
 — (Spermien) 103
 Indirekte Teilung s. Mitose
 Insektenei (Nährzellen, gen.) 140 ff.
 — (Follikelzellen) 155 ff.
 Intracellulärbrücken 38
 Isolation der Blastomeren 283 ff.
 — — (bei Echinodermen) 284 f. 294
 — — (bei Medusen) 283
 Isotropie des Eiplasmas 285

K

Kalkfreies Seewasser 284
 Kaninchenei (Follikel) 164
 Katzenei (Follikel) 164
 Karyogene Spindel 30 f.
 — — (bei exper. Parthenogenese) 235
 Karyomeriten (bei Insekten) 126
 — (bei Echinodermen) 237
 Karyosom 10
 Karyosomkern 10
 Karyotaxis 83
 Karyotropismus 83
 Kern (Geschichtliches) 1 f.
 — (der Eizelle) 106 ff.
 — (Membran) 9
 — (der Protisten) 10
 — (Struktur) 4 ff.
 Keimbahnbestimmung durch Diminution
 — — (bei Ascaris) 315 ff. [315 ff.
 — — (bei Cecidomyiden) 319 f.
 — — (bei Chaetopterus?) 315
 — durch das Plasma 296 ff.
 — — (bei Cladoceren) 298 ff., 311
 — — (bei Copepoden) 302 ff., 312
 — — (bei Insekten) 304 ff., 313
 — — (bei Sagitta) 301 f., 311
 Kernknospung 22
 Knochenfische (Randnukleolen) 115
 Kohlensäurebehandlung (bei exper. Parthenogenese) 236
 Koleopterenei (Nährzellen) 142
 Konjugation der Chromosomen 61
 — — (end to end) 61
 — — (der Infusorien) 206
 — der Idiochromosomen 256
 Konjugationsausfall b. Parthenogenese 225
 — — (bei Ameisen und Wespen) 230
 — — (im Drohnenhoden) 226, 231
 — — (bei Monosomen) 250
 — — (bei Neuroterus) 230
 — — (bei Osmia) 230
 — — (bei Xylocopa) 230
 Kopfspirale des Spermiums 85
 Koppelung des Chromosomen 213

L

Lacerta (Follikel) 162 f., 167
 Lamblia muris (Teilung) 51

Längskonjugation 61
Leptoplane 184
Lepidopteren (apyrene Spermien) 276
— (Heterochromosomen) 260
— (Parthenogenese) 219
Leptotänes Stadium 58
Leuchtorgane der Pyrosomen 160
Limax-Amoeben (Kernteilung) 10, 17,
44 f., 50
Limulus (Dotterkern) 129
Linin 4, 7
Liparis (Parthenogenese) 219
Lipoide und Membranbildung 243
Lithobius (Spermien) 78
Litomastix s. Chalcididen
Locusta (Spermien) 68, 77 ff.
Lygaeus (Heterochromosom) 255 f.
Lymantria dispar (Eireifung) 321

M

Macronucleus 47 f.
Mactra (exper. Parthenogenese) 241
Maus (Spermien) 87, 91
Medusen (Blastomerenisolation) 283
Membran s. a. Befruchtungsmembran
Membrantheorie 2
Mermiria (Heterochromosom) 253
Mendelismus und Geschlechtsbestimmung 266
Mendelspaltung 64 f.
Metaphase 23
Metasyndese 61
Miastor (Diminution) 319 f.
— (Eireifung) 218
— (Keimbahnbestimmung durch das Plasma) 308, 119 f.
Mikrochemie der Zelle 14
Mikronucleus 47 f.
Mikropylen 156 f.
„Mikropyle“ des Seeigeleies 157
Mitochondrien (als Elementarteile) 13
— (im Aphidenhoden) 261 f.
— (bei Befruchtung) 187 ff.
— (determinierend im Plasma) 292
— (im Ei) 121, 123 f.
— (im Follikel) 155, 164
— (in der Spermatocyte) 66 f., 68, 229 ff.
— (bei der Spermienogenese) 73 ff., 93 ff.

Mitochondrien (bei der Teilung) 67
— (als Vererbungsträger) 204
Mitose 22 ff.
Moina (Keimbahn) 300
Mononucleoläre Eier 113
Monosom 249 ff.; s. auch Heterochromosom
— (Verbreitung) 252. [mosom
Mosaikier 285 f.
— (bei Ascidien) 288 f.
— (bei Ctenophoren) 286
— (bei Dentalium) 288
— (bei Myzostoma) 288
— (bei Neritina) 287
Müller-Calé 36
Müller, Joh. 1
Murex (oligopyrene Spermien) 275
Myriopoden (Spermien) 103, 107
Myxoflagellaten 48
Myzostoma (Dotterlappen) 288
— (Nährzellen) 136
— (Plasmaschichtung) 288

N

Nährzeleinrichtungen, generative 133 ff.
— — (bei Bombus) 7, 16, 142
— — (bei Cladoceren) 149
— — (bei Dinophilus) 137
— — (bei Hydroiden) 135
— — (bei Insekten) 140 ff.
— — (bei Myzostoma) 136
— — (bei Ophryotrocha) 136
— — (bei Piscicola) 137 f.
— — (bei Schwämmen) 134
— — (bei Tomopteris) 137
Nährzellen (Beziehungen zur Keimbahnbestimmung) 296 ff.
Nährzellen, somatische 152 ff.
— — (bei Anadonta) 153
— — (bei Ascidien) 159 f.
— — (bei Cephalopoden) 158
— — (bei Coelenteraten) 154
— — (bei Cyclas) 152 f.
— — (bei Echinodermen) 154
— — (bei Insekten) 155 f.
— — (bei Vertebraten) 160 ff.
Nassa (Dotterlappen) 288
— (oligopyrene Spermien) 275
Nebenkern der Spermatide 75

Nephelis (generative Nährzellen) 149
 — (Reifeteilung) 174, 184
 — (Versonsche Zelle) 139
 Nephridium 36
 Neuroterus (Eireifung) 215
 — (Samenreifung) 230
 Niederschlagsmembranen im *Piscicola*
 Nukleole 14 [140]
 Nukleinsynthese während der Furchung
 Nukleolen 8 f. [243]
 — (Auflösung bei Teilung) 117
 — (des Eies) 112 ff.
 — (Verdaulichkeit) 113
 Nukleolen und Karyomeritenbildung 126
 Nutation des *Spermium* 78

O

Oedipoda (Heterochromosom) 249 ff.
 — (Reduktion im Hoden) 58 f., 69
 — (Spermien) 74 ff., 69
 Oktopusei 158, 167
 Oligopyrene Spermien 269 ff.
 — — (bei *Bythina*) 275
 — — (Funktion) 279
 — — (bei *Murex*, *Nassa*, *Triton*) 275
 — — (Paludina) 269 ff., 280
 Oophthora (Keimbahn) 310
 Ophryotrocha (Eireifung) 174
 — (Nährzellen) 136
 Orphania (Heterochromosom) 249
 Osmia (Ausfall der Reduktion) 230
 Ovocyten 57
 Orogenese s. Eiwachstum und Eireifung
 Ovogonien 56
 Oxychromatin 8
 Oxychromiolen 8

P

Pachytänes Stadium 59
 Paedogenese 211
 Paguriden (Spermien) 98 ff., 104
 — (Besamung) 102
 Palaemon s. Cariden
 Paludina (Chromosomenreduktion) 70
 — (oligopyrene Spermien) 269 ff.
 — (Spermien) 88, 89
 Parabasalapparat 49 f.
 Parallelkonjugation 61

Parasyndese 61
 Parthenogenese, experimentelle 233 ff.
 (s. auch Eireifung bei experimenteller
 Parthenogenese)
 — — (Seeigel) 234 f., 244 f.
 — — (Seestern) 235 ff. 244 f.
 —, physiologische 211 ff. (s. auch Ei-
 reifung bei physiologische Partheno-
 genese)
 — (nach stammfremder Bastardierung)
 242
 — (nach Radiumbestrahlung) 242
 Patella (Eiwachstum) 114, 119
 Pellicula der Infusorien 84
 Perforatorium 73
 Pelomyxa (Kerne) 18
 Periplaste 33 f., 37
 Persistenz der Chromosomen 29
 Pholcus (Dotterkern) 127
 Phragmatobia fuliginosa (Heterochromo-
 somen) 260
 Phryganiden-Spinnrüden 17
 Phylloxera (Heterochromosomen) 262
 Pigmente im Ei 122 f.
 Pigment im Ei (determinierendes) 288 ff.
 — — (bei Asciden) 288 f., 295
 — — (bei Allolobophora) 291
 — — (bei Strongylocentrotus) 289 f., 295
 Piscicola (Eireifung) 33 f., 42, 172 ff.
 — (Eikerne in der Wachstumsperiode)
 — (Hautdrüsen) 9 [108]
 — (Nährzellen) 137 f.
 Pisidium 166
 Planarien (Eireifung) 174
 Planorbis (Spermium) 86
 Plasmaabstoßung der Spermatide 76, 87,
 Plasma und Vererbung 282 ff. [95]
 Plasmazonen, differente 285 ff.
 — — und Mitochondrien 292
 Plasma s. auch Protoplasma
 Plasmogene Spindel 33
 Plasmolyse (der Spermien) 86
 — (des Eies) 234
 Plastin 4, 14
 Plastinnukleolus und Heterochromosom
 Polkappen 44 [252, 257]
 Polstrahlung 23
 Polyembryonie 181, 310

Polyphemus (Eireifung) 220
 — (Keimbahn) 299 f.
 Polyspermie 54, 200
 Polystomum (Eireifung) 175
 Primärtypus 65
 Progressive Heteropyknose 253
 Promitose 44 f.
 Prophase 23
 Prospektive Potenz des Plasmas 285
 Prostheceraeus 184
 Proteus (Gewebskerne) 4, 14 f.
 Protoplasma (Geschichtliches) 1
 — (Chemische Zusammensetzung) 14
 — (Struktur) 10 ff.
 Protoplasmatheorie 2, 10
 Pseudoreduktion 61
 — (während der Furchung) 320
 Psophus (Samenreifung) 69
 Psychiden (Parthenogenese) 219
 Pteropoden (Heterochromosomen) 265
 Purkinje 1
 Pygaera (apyrene Spermien) 276
 Pygosteus (Mikropyle) 157
 Pyknose 134
 Pyrosomen (Leuchtorgane) 160
 — (Testazellen) 160
 Pyrrhocoris (Heterochromosom) 267

Q

Quellungsexperimente (an Spermien) 85

R

Radiumbestrahlung von Sperma 242
 Randnukleolen 115
 Ratte (Spermien) 87, 91
 Reaktionsumschwung im Eikern 113
 Redien 222
 Reduktion (Ausfall bei Parthenogenese)
 216 ff.
 — der Chromosomen (s. auch Eireifung
 und Samenreifung) 53 ff.
 Reduviiden (Heterochromosomen) 257 f.
 Regulationsfähigkeit 283 f.
 Reifeteilungen (siehe auch Eireifung,
 Samenreifung) 57
 Reinheit der Gameten 64
 Remak 3
 Reminiszenzerscheinungen der Zelle 97,
 Rhodites (Eireifung) 214 [137

Richtungskörper 57; s. auch Eireifung
 — (abnorm große) 180
 — (physiologische Riesenbildung) 180 f.
 — (bei Protozoen) 206
 — (Schicksal) 178, 180, 218
 Richtungskörperbildung s. Eireifung
 Riesenzellen 21
 Rotatorien (Parthenogenese) 222

S

Saccocirrus (Befruchtung) 188 f., 206
 Sacculina 265
 Sagitta (Bürstenchromosomen) 109
 — (Einukleolen) 115, 120
 — (Keimbahn) 301
 Sagittenei (Mikropyle) 157
 Salamandra (Darm, Leber, Harnleiter)
 4, 14 f.
 — (Eiwachstum) 115, 119
 — (Epithelien) 24, 38
 — (Hoden) 69 f.
 — (Samenreifung) 56, 63
 — (Spermien) 81 f., 91
 Samenreifung (bei Gryllen) 68
 — (bei Heuschrecken) 58 ff., 68
 — (bei physiologischer Parthenogenese)
 225 ff.
 — (bei Salamandra) 68 f., 56, 63
 — (beim Schmetterling) 30, 36
 Säugetierei (Follikel) 163 f.
 Schizopoden (Spermium) 98
 Schleiden 1
 Schmetterling (Eireifung) 320
 — (Samenreifung) 30, 36
 Schultze, M. 2
 Schwann 1
 Schwanzblase 100
 Schwanzmanschette 91
 Scolopendra-Ei (Dotterkern) 131
 Scrobicularia (Eistiele) 154
 Scyllium canicula s. Selachier
 Seeigelei (Bastardierung) 41
 — (Befruchtung) 197 f.
 — (Furchung) 29, 30, 32, 39 ff.
 — (als harmonisch-äquipotentiell.
 System) 285, 291
 — (Parthenogenese) 234, 244 f.
 — (Zentren de novo) 237

Seestern (Eipigment) 123
 — (Eireifung) 169 ff., 183 f.
 — (Eiwachstum) 107, 118
 — (Furchung) 41
 — (Parthenogenese) 235, 244 f.
 — (Zentren de novo) 240
 Selachier (Eiwachstum) 109 ff., 115 f., 119
 Semipermeable Membran des Spermiums 86
 Sida (Keimbahn) 300
 Somazellen (phylogenetische Entstehung) 205
 Speicheldrüsen (Chironomus) 5 ff., 15 f
 Spermatide 57
 Spermatidenkomponenten 73; s. auch Spermien u. Spermio-genese
 Spermatocysten 56
 Spermatoocyten 57
 Spermato-genese s. Samenreifung und Spermato-genien 56 [Spermien
 Spermato-phore 76, 187
 Spermatozoen s. Spermien
 — (Dimorphismus) s. Heterochromosomen und oligopyrene Spermien
 Spermien und Spermio-genese (von Ascaris) 94 ff., 104
 — — (von Astacus) 100 f., 104
 — — (von Cariden) 101 f., 104
 — — (von Echinodermen) 86, 91
 — — (von Helix) 80, 91
 — — (von Locusta) 77 ff.
 — — (von Maus, Ratte) 87, 91
 — — (von Oedipoda) 74 ff., 69
 — — (von Paguriden) 98 ff., 104
 — — (von Salamandra) 81 f., 91
 — — (von Schizopoden) 98
 — — (von Spinnen) 103
 — — (von Turbellarien) 94, 104
 — (Funktionen) 87, 243 f.
 — (Maceration) 87
 — (Quellung) 85
 — (Teile) 73
 — s. a. oligopyrene u. apyrene Spermien
 Spermio-genese s. auch Spermien (typische) 73 ff.
 — (atypische) 93 ff.
 — (pathologische) 84

Spindel s. Mitose
 Spindelbildung s. Mitose
 — (bei exper. Parthenogenese) 235
 Spinndrüsen (beim Schmetterling) 7 f., 17
 — (bei Phryganiden) 17
 Spindelrestkörper 24
 Spinnen (Dotterkern) 127 f.
 — (Spermien) 103
 Spiremkerne 23
 Spitzenstück 73, 76, 78, 80, 82
 Sphäre und Dotterkern 128
 Spongien (Nährzellen) 134 f., 148 f.
 Spongomonas 48
 Strepsineme Kerne 109
 Styela-Ei (Testazellen) 160
 Symbiose mit Pilzen 126, 129, 160
 Sycandra raphanus (Nährzellen) 135.
 Synapsis 59 [148 f.
 Syromastes (Heterochrosom) 267

T

Taubenei (Dotterkern) 131
 Tegenaria (Dotterkern) 127 f., 131
 Teilung der Zelle (Geschichtliches) 3
 Telophase 24
 Tenebrio (Eiplasma) 121, 129
 Testazellen (Ascidien) 159 f.
 Tetraden 60; s. auch Konjugation, Reduktion
 — (während des Eiwachstums) 107 ff.
 — (bei der Eireifung) 181 ff.
 T-Figur des Ascarisembryos 317
 Thendrediniden (Kernbildung aus Nährzellnukleolen) 127
 Thysanozoon (Spermien) 94, 104
 — (Eireifung) 175 f., 184
 Tinca (Einukleolen) 120
 Tigmotaxis 187
 Tintinniden 49
 Tomopteris (Nährzellen) 137
 Tonnenfigur der Spindel 31
 Trematoden (Eibildung) 165, 167
 — (Reifung und Befruchtung) 190 f.
 — (Parthenogenese) 222
 Trichomastix lacertae (Teilung) 48, 51
 Trichonymphiden 49
 Triton (Einukleolen) 115, 120
 Tritonium (oligopyrene Spermien) 275

Trophamnionbildung 180 f.
 Trophochromatin 117, 321
 Trophochromatische Karyomeriten 126
 Trophogamer Modus der Keimbahn-
 bestimmung 300
 Trypanoplasmen 49
 Trypanosomen 49, 51
 Tryxalis (Samenreifung) 68
 — (Heterochromosom) 266
 Turbellarien (Spermien) 94, 104

U

Überzählige Chromosomen 259
 Undulierende Membran der Spermien 81
 Unio (Einukleolen) 119
 Urgeschlechtszellen 300, 320
 Urkeimzellen 56
 Urvelarzellen von Neritina 287

V

Valvata piscinalis (Spermien) 275
 Vasa Malpighi (Cicade) 20, 37
 Velarzellen (Genese) 287
 Verbindungsstück der Spermien 73
 Verdaulichkeit der Nukleolen 113
 Vererbung (durch Chromosomen) 53 ff.
 — (durch Plasma) 282 ff.
 Vermehrungsperiode der Geschlechts-
 zellen 56
 Vermetus (apyrene Spermien) 277, 280
 Versionsche Zelle 139
 Vertebraten (Eifollikel) 160 ff.
 Viviparität 211, 217
 Volvocineen 205

W

Wabengröße 11
 Wabentheorie 12
 Wachstum, riesenhaftes, der Sperma-
 tocyten (Myriopoden) 107
 Wachstumsperiode der Geschlechtszellen
 57, 106; s. auch Eiwachstum

Wanzeneier (Nährzellen) 150
 Wespenei (Karyomeriten) 131
 Würmer (Nährzellen) 136 ff.

X

X-Chromosom 251
 Xylocopa (Ausfall der Reduktion) 230

Y

Y-Chromosom 255

Z

Zellgestalt 84 ff.
 Zellgestalt und Osmose 85, 103 ff.
 Zellgrenzenbildung 24
 Zellplatte 24
 Zellskelette 84 ff., 98
 Zellteilung der Metazoen und Pflanzen
 20 ff.
 — (der Protozoen) 44 ff.
 Zentralspindel 23
 Zentren de novo 237 f.
 Zentriol 23
 — (im Bukettstadium) 66
 — (bei der Befruchtung) 186 ff.
 — (bei Eireifung) 175 ff.
 — (bei der Parthenogenese) 214
 — (bei der Spermiogenese) 73 ff., 93 ff.
 — (bei stammfremder Bastardierung)
 242
 Zentrodeseose 23
 Zentrosomen 32 f.
 Zentrotaxis 83
 Ziliaten 47 f.
 Zikadenei (Amitose im Follikel) 20
 — (Generative Nährzellen) 144
 Zona radiata 157, 164
 Zugfasern 23
 Zwergeier (männchenbildende) 263
 Zwergmännchen 265
 Zwittertum s. Hermaphroditismus
 Zytolyse bewirkende Stoffe 234
 — — (und Membranbildung) 234

